BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 3/4 Jahrgang 16 1965

Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Forschungsinstitutes und Museums Alexander Koenig und aus dem Zoologischen Institut der Universität Bonn

# Ergebnisse neuer biogeographischer Untersuchungen zur Verbreitung transadriatischer Faunen- und Floren-Elemente

Von GÜNTER R. WITTE, Bonn

Inhalt

In diesem Beitrag werden die Ergebnisse meiner in den Jahren 1961 bis 1964 im Rahmen einer Dissertation (Prof. Dr. G. Niethammer — Mathem.-Naturwiss. Fakultät der Rheinischen Friedrich-Wilhelms-Universität zu Bonn) durchgeführten biogeographischen Studien im Auszug vorgelegt.

## I. Fragestellung und Dank

In der vorliegenden Arbeit wird der Versuch unternommen zu zeigen, inwieweit faunistische und floristische Ermittlungen zuverlässige Anhaltspunkte über eine hypothetische Landbrücke zwischen Monte Gargano (SO-Italien) und südlichem Jugoslawien — die sogenannte Pelagosabrücke — zu liefern vermögen. Anders ausgedrückt: Es soll gezeigt werden, ob die rezente Verbreitung der Tiere und Pflanzen sichere Schlüsse auf ihre früheren Areale bzw. Arealänderungen erlaubt.

Die Untersuchungen werden anhand „transadriatischer Spezies" einiger Tiergruppen und Blütenpflanzen durchgeführt. Es sind dies Arten, deren heute örtlich eng begrenztes Vorkommen in Süditalien, vorwiegend im Gebiet des Monte Gargano, bei gleichzeitig weiterer Verbreitung auf der Balkanhalbinsel eine ehemalige Landbrücke im Raume Gargano-Massiv — Süddalmatien über die Kette von Inseln hinweg geradezu vorzuzeichnen scheint. Sinngemäß gehören hierher auch solche Arten, die bei einer weiteren Verbreitung auf der Apenninischen Halbinsel (Italien) über lediglich begrenzte, vorpostenartige Verbreitungsinseln im süddalmatinischen Bereich verfügen. In solchen Fällen kann man an eine von Westen nach Osten gerichtete Arealausweitung denken, so daß insgesamt das Bild eines Faunen- und Florenaustausches über eine schmale, festländische Verbindung entsteht. Aus der Voraussetzung, daß die hypothetische Brücke erst in relativ junger Vergangenheit untertauchte, folgt, daß sich die einzelnen transadriatischen Arten erst seit jener Zeit getrennt in ihren Teilarealen entwickelten. Beide Schwesterpopulationen müssen also an ihrer

nahen Verwandtschaft zu erkennen sein. Nahe systematische Beziehungen im Bereich Süditalien—Süddalmatien hinwiederum lassen nach der Brücken-Hypothese Schlüsse auf alte Landverbindungen zu.

Im Rahmen der Fragestellung vorliegender Untersuchungen erschienen bereits vier vorläufige Mitteilungen (Witte, G., 1962 a, b und 1964 a, b, vgl. Schrifttum).

Herrn Professor Niethammer danke ich für die Überlassung des Themas der Dissertation, für seine rege Anteilnahme am Gang der Arbeiten sowie für Rat und Tat, womit er mir stets zur Seite stand.

Dem Direktor des Museums A. Koenig, Herrn Professor Dr. M. Eisentraut, verdanke ich vielseitige Hilfe im Rahmen des Museums.

An dieser Stelle möchte ich mich ebenfalls herzlich für mannigfache Unterstützung und Beratung bedanken, die ich auf meinen Reisen und beim Auswerten des Materials in Deutschland erfuhr, sei es durch freundliches Überlassen von Vergleichsmaterial, durch Beschaffen von Literatur, durch Determinieren gesammelter Serien, durch kritisches Sichten von Manuskripten oder sonstige Hilfen, Ratschläge und Hinweise. Zu Dank verpflichtet bin ich in ganz besonderer Weise den Herren Dr. Amtmann, Dr. Atanassov, Dr. Bauer, Dr. Benac, Dr. Brandt, Dr. Buchholz, Dr. Buljan, Bühler, Dr. Corbet, Prof. Dr. Danneel sowie Frau Dr. Dulić, den Herren Dr. Eberle, Dr. Eiselt, Evers, Dr. Felten, Prof. Dr. Fenaroli, Dr. Forcart, Prof. Dr. Gligić, Dr. Hild, Prof. Dr. Dr. Jaeckel, Jedlićka, Dr. Kaszab, Herrn und Frau Dr. Karlovac, den Herren Dr. Klemmer, Dr. v. Lehmann, Dr. Mannheims, Dr. Mathiasson, Prof. Dr. Mertens, Herrn und Frau Mikšić, Dr. J. Niethammer, Novak, Prof. Dr. Peus, Prof. Dr. Radovanović, Dr. Rajevski, Dr. Reinig, Richter, Dr. Roesler, Prof. Dr. Sacchi, Dr. Setzer, Prof. Dr. Scheerpeltz, Prof. Dr. Soljan, Dr. Stein, Straßberger, Toffoletto, Prof. Dr. Tortonese, Prof. Dr. Toschi, Trettau, Dr. Tutman, Voß, Prof. Dr. Wettstein, Prof. Dr. Woldstedt, Dr. Wolf, Dr. Zilch und Prof. Dr. Zimmermann. Mein Dank gebührt ebenso Herrn Prof. Dr. Camaiti, Herrn Prof. Dr. Pavan und Herrn Dr. Servodio für ihre wertvolle und großzügige Unterstützung in Italien. Frau Stalzer sowie Herr Nolden zeichneten Karten und Diagramme. Meine Frau unterstützte mich vor allem beim Sammeln, Präparieren und Beobachten in Jugoslawien.

Ihnen allen, genannten wie ungenannten Helfern, von Herzen zu danken ist mir eine angenehme Pflicht. Dankbar gedenke ich der Gastfreundschaft der italienischen und jugoslawischen Bevölkerung.

Die Auslandsstudien zu dieser Untersuchung wurden durch ein Stipendium des Deutschen Akademischen Austausch-Dienstes entscheidend unterstützt. An dieser Stelle sei ferner für das wirkungsvolle Entgegenkommen des Ministeriums für Landwirtschaft und Forsten in Rom nochmals aufrichtig gedankt.

## II. Methodik und Arbeitsgebiet

### a) *Arbeitsmaterial, Materialbeschaffung und Auswertung*

Zwei Reisen in das Untersuchungsgebiet im Südadria-Raum dienten dem Studium vor allem der Säuger- und Eidechsen-Fauna, deren Systematik zu untersuchen war. Grundlage der Untersuchungen bildeten die auf diesen Reisen gesammelten Kleinsäuger und Lacertiden. Die eigenen Sammlungen wurden durch vergleichendes Studium und Auswerten älterer Sammlungen deutscher und ausländischer Institute und Museen sowie durch Literaturangaben und Auskünfte befragter Fachleute ergänzt. Die Kapitel Coleoptera und Mollusca, ferner die Ausführungen zur Geologie und Flora beruhen in ihren wesentlichen Zügen auf Literaturstudien. Landschnecken und Käfer wurden lediglich beiläufig gesammelt, soweit es die

übrigen Arbeiten zuließen; die Determination dieser Gruppen übernahmen Fachleute.

Es hat sich herausgestellt, daß viele der früher (oft infolge von Nachweislücken im nordadriatischen Gebiet) als Transadriaten angesehenen Arten eine viel weitere Verbreitung besitzen, als es die oben gegebene Definition transadriatischer Faunen- und Florenelemente zuläßt. Sie werden, wenn sie nach heutiger Kenntnis ihres Areals um die Nordspitze der Adria verbreitet sind, als zirkumadriatische Formen bezeichnet, d. h. sie besiedeln die Randzonen der Adria ohne nennenswerte Unterbrechung. In einer Reihe von Fällen lassen es mancherlei Gründe (z. B. neue systematische Erkenntnisse oder ein genaueres Wissen um die Verbreitung der entsprechenden Arten) angezeigt erscheinen, solche „Pseudo-Transadriaten" nicht länger als Hinweis auf eine ehemalige Landbrücke anzusehen. Daher wird in der vorliegenden Untersuchung besonderer Wert darauf gelegt, Fehlerquellen zu erkennen, die bisher unser Urteil über ehemalige Landbrücken verfälscht haben.

b) *Zur Wahl der untersuchten Tiergruppen*

In der Literatur werden wiederholt transadriatische Landschnecken genannt (Kobelt 1879, 1898; Rensch 1934). Bereits früh wurden ebenfalls transadriatische Blütenpflanzen als Zeugen einer südadriatischen Brücke, die im Jungtertiär oder im Eiszeitalter bestanden haben soll, diskutiert (Beck v. Managetta 1901; Markgraf 1927 u. a.; s. auch Trotter 1912). Man war selbstverständlich bestrebt, besonders ortstreue Formen, deren Vagilität und Migrationsfähigkeit beschränkt ist, auf ihr rezentes Verbreitungsbild hin zu untersuchen, weil gerade sie gute Rückschlüsse auf ehemalige Landzusammenhänge zu erlauben schienen. Was an der Verbreitung von Blütenpflanzen und am rezenten Areal einiger Landschneckenarten nachweisbar scheint, müßte jedoch auch in anderen Tiergruppen nachzuweisen sein. So erinnert Mertens (1930) im Zusammenhang mit süditalienischen Mauereidechsen an das Transadriaten-Problem, während Wettstein (1949) der Verbreitung italienischer und jugoslawischer Ruineneidechsen einen interessanten Beitrag widmet. Schließlich glaubt Hagen (1958), den Transadriaten-Fragenkomplex sogar auf Säugetiere *(Apodemus flavicollis)* ausdehnen zu dürfen, obwohl deren Vagilität gegen ein solches Vorgehen spricht. Die enge ökologische Abhängigkeit mancher Arten schien jedoch in einigen seit langem isolierten Arealinseln alte Populationen als Relikte einer transadriatischen Fauna zu bewahren, gleichermaßen, wie im Alpenraum Reliktvorkommen einer alten Glazialfauna bekannt sind. E. v. Lehmann (1959) widerspricht Hagens These, da eine noch in reger Evolution begriffene, moderne Spezies wie *Apodemus flavicollis* niemals zur Grundlage derartiger Argumente über mindeleiszeitliche (oder gar miozäne) Landverbindungen gemacht werden dürfe.

Noch weniger ortsgebunden als Säuger sind Vögel. Aus diesem Grunde werden die Aves hier nicht näher erörtert. Doch die Verbreitung einiger

weniger Arten erscheint interessant genug, um in diesem Zusammenhang gestreift zu werden: ähnliche Verbreitungsbilder finden sich nämlich innerhalb der anderen, weniger migrationsfähigen Tierklassen und bei den Blütenpflanzen verschiedentlich wieder.

*Dendrocopos leucotos* (Bechst.) — Weißrückenspecht

Der Weißrückenspecht konnte mehrfach im Monte Gargano (Foresta Umbra) beobachtet werden (Di Carlo 1963). Außer dem südost-, ost- und nordeuropäischen Verbreitungsraum war bisher nur ein Vorkommen in den Pyrenäen bekannt. Somit ist das Areal von *Dendrocopos leucotos* keineswegs durch die Adria im Westen begrenzt, sondern über sie hinweg ist der günstige Biotop der höheren Lagen des Vorgebirges besiedelt.

*Hirundo daurica* (L.) — Rötelschwalbe

Völlig neu ist die Feststellung eines Brutversuches von *Hirundo daurica* für Süditalien (Monte Gargano) durch Di Carlo (1963). Dieses Vordringen der Rötelschwalbe in bisher gemiedene (nördliche) Räume innerhalb der Mediterraneis ist kein Einzelfall: so beobachtete Trettau (1964) die Art (bislang lediglich umherschweifend für das zentrale Mittelmeer genannt) auf Elba erstmals und häufig.

*Oenanthe hispanica* (L.) — Mittelmeersteinschmätzer

Der östliche Mittelmeersteinschmätzer, *Oe. h. melanoleuca*, ist im Gargano-Vorgebirge recht häufig. Niethammer (1934) nennt ihn geradezu den Charaktervogel der felsigen Ödländereien um Monte S. Angelo. Süditalien und die südosteuropäische Halbinsel besiedelt *Oe. h. melanoleuca*, die etwa im Monte Gargano ihre nördliche Verbreitungsgrenze in Italien erreicht, jedoch auch noch Elba bewohnt. Die Iberische Halbinsel, Südfrankreich und das nördliche Italien sind Areal der Nominatrasse. *Oe. h. melanoleuca* besitzt somit eine transadriatische Verbreitung. Hier dürfte ein Parallelfall vorliegen zu der während des Diluviums in zwei geographisch getrennten Rückzugsgebieten erfolgten Differenzierung einer einzigen Ausgangsart zu verschiedenen Subspezies, wie von Nachtigall und Sprosser oder Rabenkrähe und Nebelkrähe bekannt ist. Die östliche, kontinentale Form, *Oe. h. melanoleuca*, ist noch heute auf die niederschlagsärmeren Landschaften in Dalmatien und Süditalien beschränkt; sie überläßt der westlichen Form, *Oe. h. hispanica*, die niederschlagsreicheren Räume der westlichen Mediterraneis (Iberische Halbinsel, Südfrankreich, Nord- und Mittelitalien).

Keve (briefl.) erinnert daran, daß sich bei einer Reihe von Arten keineswegs die Adria als (Rassen-)Grenze erweist, sondern daß eine Grenze erst weiter ostwärts ersichtlich wird, wo Formen der trocken-heißen süditalienischen und dalmatischen Landstriche von Formen des niederschlagsreicheren Gebirgslandes der Dinarischen Halbinsel bzw. von südbalkanisch-hellenischen Formen abgelöst werden.

*Sylvia borin* Bodd. — Gartengrasmücke

Di Carlo (1963) nennt die Gartengrasmücke als Brutvogel des Monte Gargano. Dieser weit nach Süden reichende Arealvorposten einer Art des gemäßigten Europa erweist die Bedeutung optimaler Lebensräume außerhalb des Vorkommenszentrums. Die bisherige Arealbegrenzung ist somit als betont klimatische bzw. als eine vegetationsbedingte Grenze anzusehen: mit den im Süden in höheren und geschlossenen Gebirgslagen auftretenden Wald- bzw. Vegetationsinseln gemäßigter Prägung gekoppelt findet sich an solchen Orten eine mitteleuropäisch anmutende Fauna ein oder hat sich als Glazialrelikt in solchen Refugien erhalten.

c) *Arbeitsgebiet 1961: Italien — Monte Gargano*

Vom 28. April bis zum 21. September 1961 beobachtete und sammelte ich in Italien. In dieser Zeit war ich Gast des Forstamtes Foresta Umbra / Monte Gargano (Majore Forestale Dr. G. Servodio). In Vico del Gargano standen mir während dieser Zeit zwei Wohn- und Arbeitsräume zur Verfügung. Von hier aus unternahm

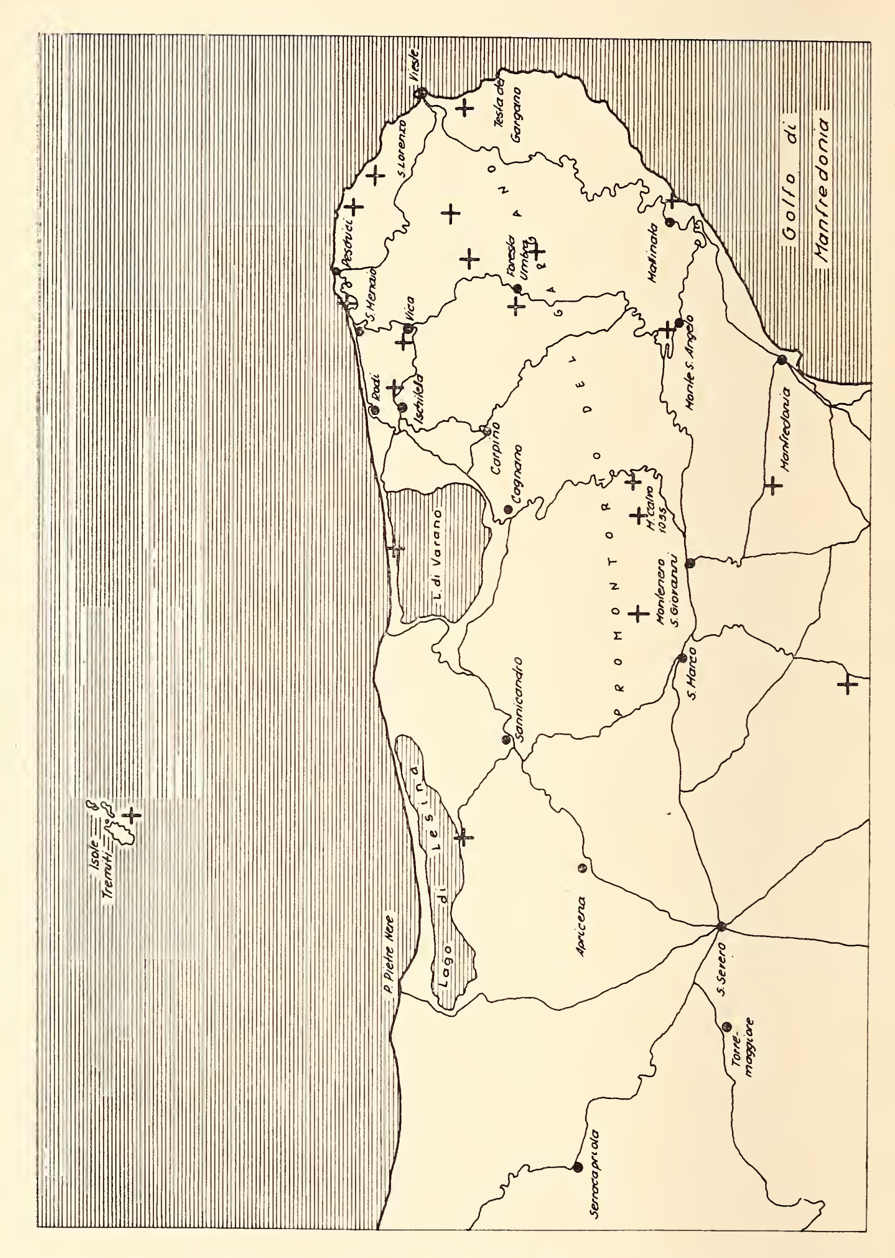



Abb. 1. Das Monte-Gargano-Gebiet (nach der italienischen Carta Auto Mobilistica 1 : 200 000, Blatt 18, vereinfacht). Die eingetragenen Kreuze kennzeichnen die wichtigsten Fangplätze, an denen Mammalia, Reptilia, Coleoptera und Mollusca gesammelt wurden.

ich ein- und mehrtägige Exkursionen in das Gargano-Massiv und dessen Vorland sowie auf die Tremiti-Inseln und in den Apennin.

d) *Arbeitsgebiet 1962: Jugoslawien — Kroatien, Montenegro, Bosnien-Herzegowina*

Vom 13. April bis zum 8. Juli 1962 beobachtete und sammelte ich mit meiner Frau in Jugoslawien (Kroatien, Montenegro, Bosnien-Herzegowina). Hauptarbeitsgebiete waren Dalmatien ab Split südlich, ferner Montenegro und Bosnien. Unser wichtigstes Transportmittel war, wie bereits im Monte Gargano, ein Kleinwagen. In Split und auf Lokrum wurden uns während eines Teiles unseres dortigen Aufenthaltes Gästezimmer der Institute und Abstellmöglichkeiten für Sammlungsmaterial und Ausrüstung zur Verfügung gestellt.

e) *Hauptarbeitsgebiet: Monte Gargano und Tremiti-Inseln — Die Landschaft*

Das Monte-Gargano-Gebiet (Abb. 1) liegt fast genau auf der geographischen Breite Roms an der italienischen Ostküste. Die Gargano-Scholle bildet den in die Adria vorstoßenden Sporn am „Stiefel" Italien. Die größte Fläche des Gargano-Vorgebirges nimmt das verkarstete Mittelgebirgsland ein, das im Monte Calvo (1055 m) gipfelt. Von ganz geringer Ausdehnung sind küstennahe Ebenen. Lediglich bei Manfredonia greift die apulische Tiefebene auf schmalem Raume etwas weiter auf die Halbinsel über. In der Küstenausbildung wechseln ausgeprägte Steilküsten mit Flachküsten (Sandstrände, Dünengelände, Lagunen).

Etwa 22 km nördlich vor der Küste des Monte Gargano liegen die Tremiti-Inseln, eine Gruppe von vier dicht beieinander liegenden (S. Domino, S. Nicola, Caprara, Cretaccio) und einer fünften, in nordöstlicher Richtung weiter abliegenden Insel (Pianosa).

Morphologisch begrenzt die apulische Tiefebene (Tavoliere di Puglia) das Vorgebirge des Monte Gargano scharf gen Westen und hebt es deutlich vom übrigen Italien ab.

Die Südhänge des steil aus der Ebene aufragenden Gebirgsblockes sind, entsprechend ihrer exponierten Lage, stark verkarstet und erodiert. Die ursprünglich ausgedehntere Waldbedeckung ist durch Köhlerei, Vieheintrieb und Schadfeuer, die beim Abbrennen benachbarter Ackerflächen entstehen, stark zurückgegangen bzw. fehlt großenteils ganz. Im südlichen Gebirgsteil überwiegen bei den Wirtschaftspflanzen Olive und Mandel; die quellenreichere Nordseite des Monte Gargano weist zusätzlich eine Reihe von Orangenpflanzungen auf. Das Gebirgszentrum ist stark verkarstet und überwiegend weidewirtschaftlich extensiv genutzt. Die Rotlehmböden des Längstals zwischen S. Giovanni Rotondo und Monte S. Angelo (Valle di Carbonara) sowie etliche kleinräumige Senken sind dem Ackerbau erschlossen. Dasselbe gilt für die Dolinenzone im Westen des Massivs zwischen S. Nicandro und S. Marco in Lamis.

Hervorgehoben werden muß vor allem das große, zusammenhängende Laubwaldgebiet der Foresta Umbra in etwa 800 m Meereshöhe im Ostteil des Monte Gargano. Es handelt sich um einen der wenigen geschlossenen Rotbuchenaltbestände des südlichen Italien. Dieses Buchenvorkommen genießt als Staatswald besonderen Schutz: Ziegen- und Schafweide sind in

seinem Bereich untersagt, und die forstliche Nutzung steht unter staatlicher Leitung. Die beträchtlichen Niederschläge begünstigen das hervorragende Wachstum und die gut aufkommende Naturverjüngung der Rotbuche. Die Niederschläge (in der Rotbuchenstufe etwa 1300 mm im Jahresdurchschnitt) ermöglichen noch in geringen Höhenlagen im Ostabschnitt des Gargano eine verhältnismäßig reiche Bergwaldvegetation *(Acer opalus, Ostrya carpinifolia).* In tieferen Lagen erfolgt Übergang in sommergrünen Eichenwald *(Quercus cerris)* und schließlich in Kiefernwald *(Pinus halepensis).* Im nördlichen Hinterland des Monte Calvo finden sich Reste eines gut entwickelten *Quercus-cerris*-Altbestandes, der an seinen Rändern, durch Raubbau bedingt, in eine lichte Baumsavanne übergeht.

Landschaftlich ergeben sich somit, durch Morphologie, Exposition, Bodenart und Niederschlagshöhe bedingt, folgende voneinander unterschiedene Gebiete:

1. Sandstrände und Lagunenränder; Sümpfe (verlandete Lagunen) zwischen Peschici und Vieste mit *Arundo donax, Phragmites communis, Typha latifolia.*

2. Getreide- und Weinbaugebiete im Norden (die Lagunen-Ebenen und das Gebiet zwischen Peschici und Vieste).

3. Oliven- und Mandelzone im Süden (Manfredonia, Mattinata, S. Giovanni Rotondo) und Norden (S. Nicandro, Cagnano Varano).

4. Landwirtschaftlich genutzte höhere Lagen (Raum S. Nicandro — S. Marco in Lamis und Pianura di Monte Nero).

5. Kiefernwald (Bereich S. Menaio — Vieste) mit *Pinus halepensis, Pistacia lentiscus.*

6. Offenes, stark verkarstetes Ödland mit extensiver Weidewirtschaft (Ziegen, Schafe). *Quercus ilex, Asphodelus* spec.; Übergang in Karrenfelder mit *Stipa pennata* neben *Festuca ovina* bei etwa 950 m Meereshöhe.

7. Bergwald- und Rotbuchenstufe mit *Fagus silvatica, Carpinus betulus, Ilex aquifolia, Hedera helix, Acer opalus, Ruscus aculeatus, Pteridium aquilinum.*

8. Tremiti-Inselgruppe einschließlich Pianosa mit *Pinus halepensis, Juniperus oxycedrus, Pistacia lentiscus, Euphorbia dendroides.*

## III. Geologie und Klimageschichte

### a) *Überblick über die erdgeschichtliche Entwicklung des Monte Gargano*

Das Gebirgsmassiv des Monte Gargano besteht weitgehend aus Kalksedimenten der Kreide- und Jurazeit. Ebensolche mesozoischen Kalke bauen die Dinariden Dalmatiens auf. Die Verwandtschaft beider Gebirge wird betont durch die dem west- wie dem ostadriatischen Küstenraum gemeinsamen, gleichartigen Eruptiva, welche in den tertiären melaphyrischen Gesteinen der Punta delle Pietre Nere im Monte Gargano und in den Augitdioriten der dalmatinischen Inseln Vis (= Lissa) und Brusnik (= Mellisello) zutage treten. Die engen tektonischen Beziehungen zwischen Gargano und Süddalmatien äußern sich in der hohen seismischen Aktivität, die beide Gebiete kennzeichnet.

Seit den siebziger Jahren des 19. Jahrhunderts wird häufig auf die mannigfachen und auffälligen verwandtschaftlichen Züge hüben und drüben hingewiesen: Geologen, Zoologen und Botaniker suchten wiederholt die These von dem gemein-

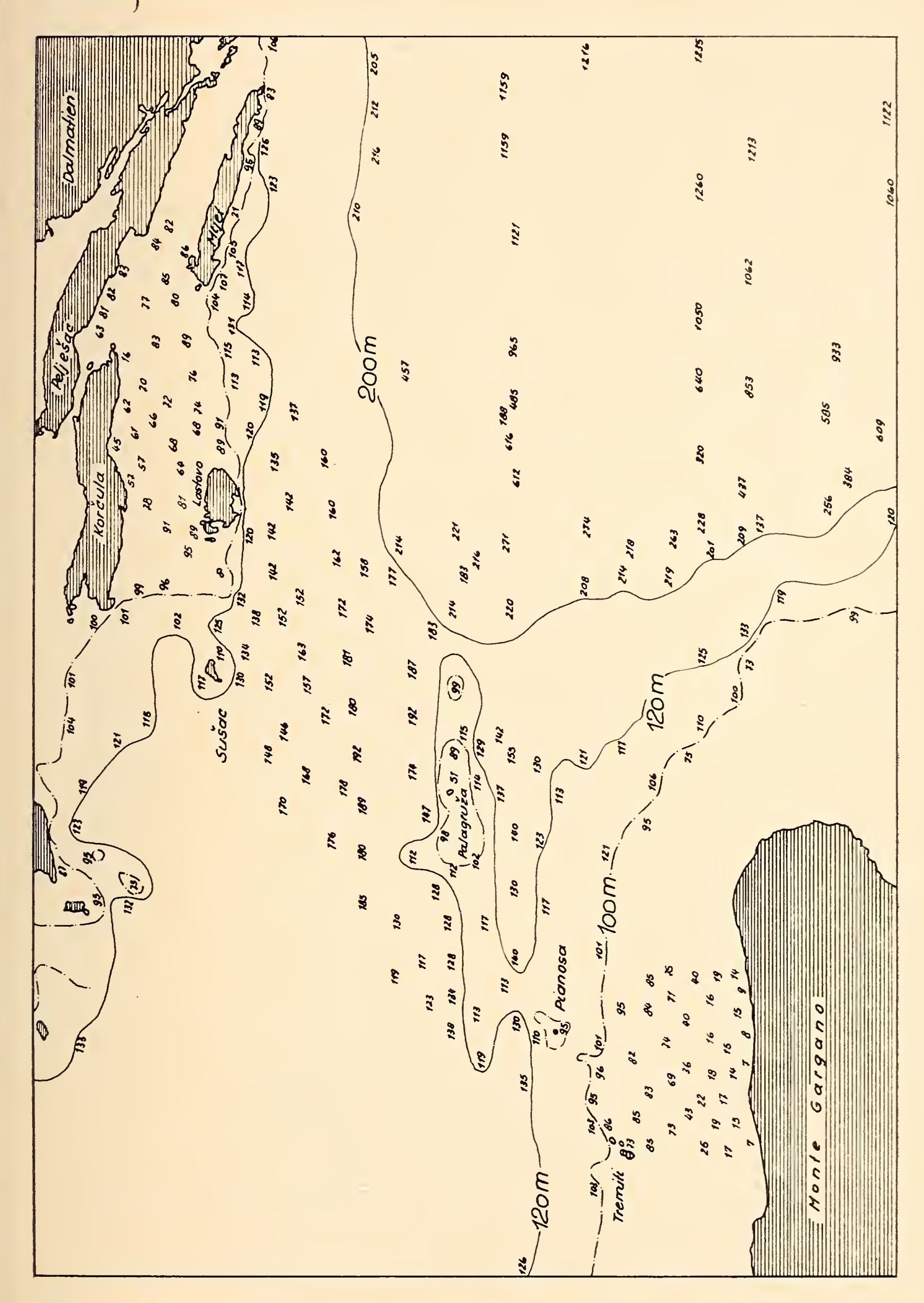



Abb. 2. Seekarte der mittleren und südlichen Adria. Die Isobathen von 100, 120 und 200 m sind eingezeichnet; weitere Seetiefen sind in m angegeben. (Ausschnitt, gezeichnet nach der Seekarte Adriatisches Meer, 1:750 000, Nr. 508, des Deutschen Hydrographischen Instituts Hamburg, verändert).

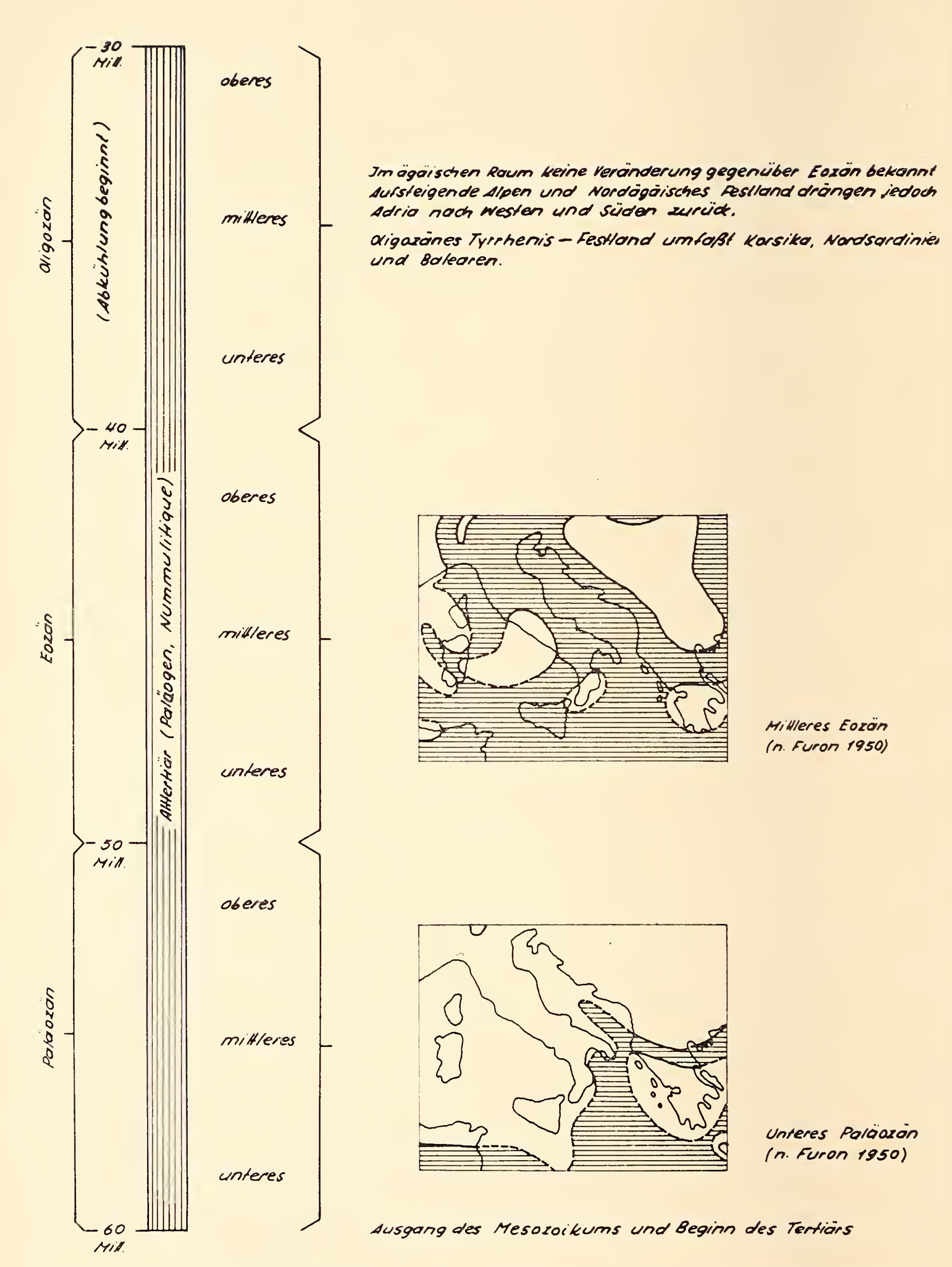



Abb. 3. Zeittafel des Alttertiärs (zusammengestellt nach Angaben verschiedener Autoren).

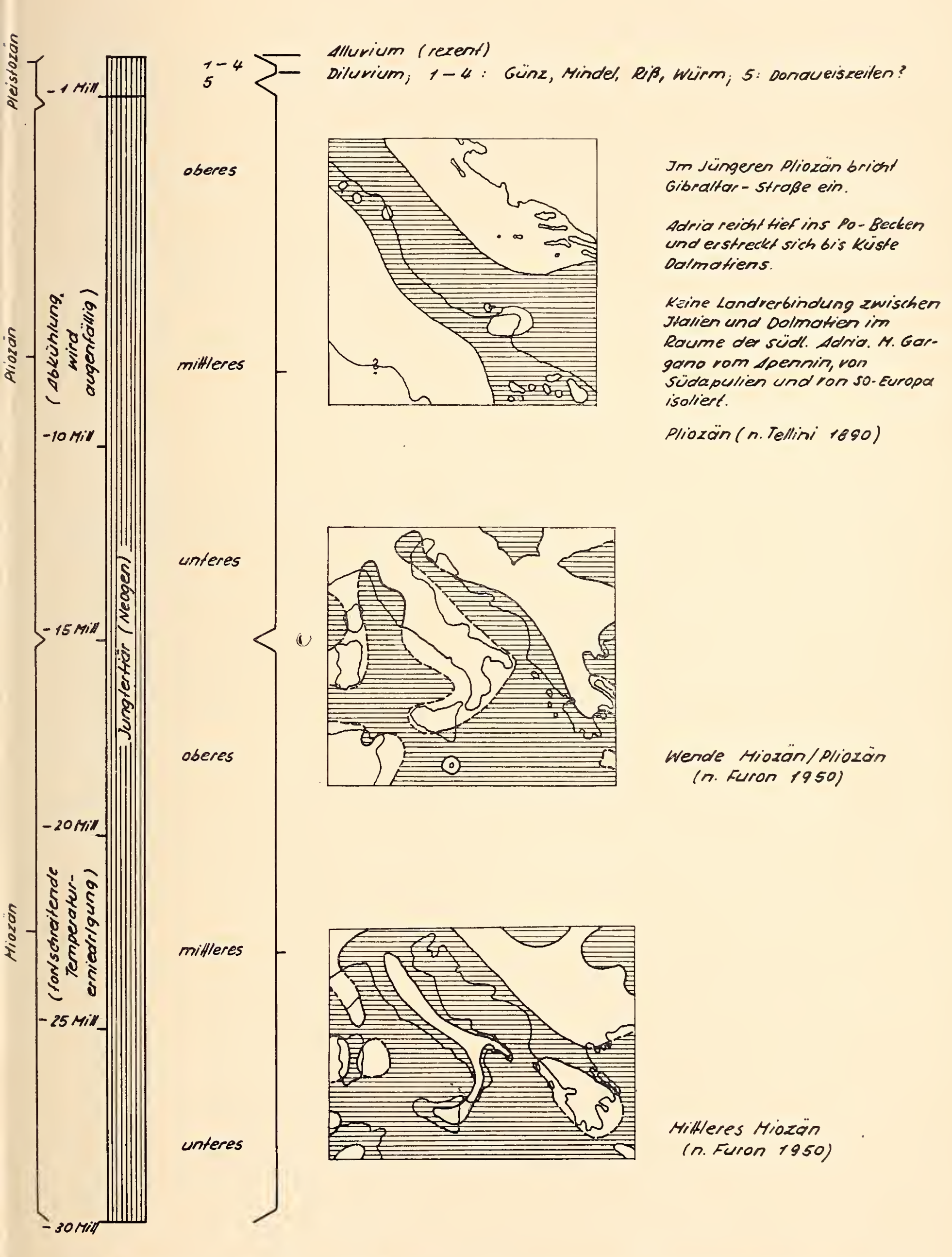



Abb. 4. Zeittafel des Jungtertiärs (zusammengestellt nach Angaben verschiedener Autoren).

rezent

- 19.000 — Postglazial (ca. 45° n. Br.)
- 21.000 Würm III, Maximum
- 72.000 Würm II, Maximum — Würm-Kaltzeit (Postmonastirische-Regression) Meeresspiegel – 95 m (Woldst. 1958)
- 100.000
- 112.000 Würm I, Maximum
- 115.000 — Riss-Würm-Interglazial (Eem-Warmzeit) Monastir I und II

Nomentana-Kaltzeit — Riss-Kaltzeit (Posttyrrhenische Regression) Meeresspiegel – 100 bis – 115 m (Blanc 1942, Woldst. 1958)

- 200.000
- 230.000 — Mindel-Riss-Interglazial (Holstein-Warmzeit) Tyrrhen
- 270.000
- 300.000

Flaminia-Kaltzeit — Mindel-Kaltzeit (Römische Regression) Meeresspiegel – 95 m (Woldst. 1958) (nach Boule 1906, Blanc 1942 ca. – 200 m)

- 400.000
- 476.000 — Günz-Mindel-Interglazial (Cromer-Warmzeit) Milazzo
- 500.000

Cassia-Kaltzeit — Günz-Kaltzeit ?

- 590.000 — Jüngeres, eigentliches Sizil (Waal-Warmzeit?)
- 600.000
- 700.000

mehrere Kalt- und Warmzeiten (Donau-Kaltzeiten?)
Eburon-Kaltzeit ? = Älteres Sizil
Tegelen-Warmzeit ? = Emiliano
Brüggen-Kaltzeit ? = Aquatraversa-Kaltzeit (untere Kalabrische Stufe)

- 800.000
- 900.000
- 1.000.000

I = 20.000 Jahre

Abb. 5. Zeittafel des Diluviums (zusammengestellt nach Angaben verschiedener Autoren). Zeitangaben nach Zeuner (1950); vgl. hierzu Text S. 180.

samen geologischen Ursprung des Monte-Gargano-Vorgebirges und Dalmatiens zu beweisen. Bis in die fünfziger Jahre des 20. Jahrhunderts vertritt eine Anzahl von Autoren mit Entschiedenheit die Ansicht, daß Fauna und Flora des Monte Gargano Spezies bergen, deren systematische Stellung und deren Areal eindeutig für eine erst in junger geologischer Vergangenheit versunkene Landverbindung nach Süddalmatien — die Pelagosa-Brücke — sprechen.

Das Gargano-Massiv stellt den Rest eines in der ausklingenden Kreidezeit entstandenen Gebirges dar. Noch zu Ende der Kreide wurde das gesamte Massiv schwach gefaltet (bereits im Neokom erfolgten erste Faltungserscheinungen).

Jüngeren (tertiären) Faltungen gegenüber verhielt sich der Gargano starr: seine eozänen Schichten wurden bereits nicht mehr von den Faltungen erfaßt. Mit der spätkreidezeitlichen Faltung erfolgten gleichzeitig — bis ins frühe Eozän — Abtragen und Absenken der Gargano-Scholle um etwa 300 m. Die letzten Dislokationen fanden im Quartär statt; ebenfalls im Quartär wurde die Scholle schräggestellt. Der Gargano hat demnach weder an der (tertiären) Faltung der Dinariden noch der Apenninen teilgenommen. Seidlitz (1931) lehnt es daher ab, ihn einem dieser beiden Gebirgssysteme zuzuordnen.

Nördlich des Lago di Lesina durchbricht ein Eruptivgang mit fast nördlicher Streichrichtung die schwach kontaktmetamorph veränderten mesozoischen Kalke. Foullon (1883) und Michel (1916) heben die Gleichartigkeit dieser Eruptiva mit denen von Vis und Brusnik hervor. Ein direkter Zusammenhang beider Vorkommen ist denkbar (Viola 1894).

Somit finden sich auffallend ähnliche Züge in den kreidezeitlichen Sedimenten und in den tertiären Eruptiva beiderseits der Adria. Vor allem unterscheiden die mesozoischen Schichten, die dem Gargano mit weiten Strecken Dalmatiens eigentümlich sind, ersteren deutlich von den Apenninen, die sich aus tertiären Sedimenten aufbauen. Von diesen trennt ihn überdies im Tavoliere di Puglia eine weite, flache Ebene marinen Quartärs.

Gleichaltrigkeit und Gleichartigkeit der Kreidekalke des Gargano-Vorgebirges mit den Dinariden Mittel- und Süddalmatiens lassen Schlüsse auf eine unter gleichen Bedingungen erfolgte Entstehung zu. Vielen Autoren schienen sie — darüber hinaus — auf einen alten Landzusammenhang über die Adria hinweg hinzuweisen, der noch heute aus der Insel-Kette der Tremiti-Gruppe mit Pianosa, der Palagruža-Inseln, der Sušac-Gruppe sowie der Inseln Korčula, Lastovo, Mljet und der dem dalmatischen Festland unmittelbar vorgelagerten kleineren Šipan, Lopud und Koločep zu erschließen sei. Diese Inseln erheben sich als Gipfel über einem unterseeischen Höhenzug. So entsteht das typische Bild einer Inselbrücke, eines Restes untergetauchter Festlandverbindung zwischen beiden Ufern. Die Meerestiefe überschreitet 180 m im Bereich der Pelagosa-Brücke nicht (s. Abb. 2), während südlich der Inselschwelle sehr bald eine Tiefe von 1200 m erreicht wird. Nördlich der Schwelle senkt sich der Meeresboden zu der verhältnismäßig kleinräumigen Pomo-Tiefe; dieses sogenannte mitteladriatische Becken erreicht Seetiefen zwischen 200 und 300 m.

Alle Inseln der südadriatischen Schwelle sind ebenfalls aus Kreidekalken aufgebaut; jüngere Schichten treten nur begrenzt auf. Daher ist es verständlich, daß der Monte Gargano gemeinhin als westlicher Vorposten des balkanischen Gebirgssystems und als äußerster Brückenpfeiler einer ehemaligen Festlandbrücke angesehen wird.

b) *Der Adria-Raum im Tertiär* (ca. —60 bis —1 Mill. Jahre)

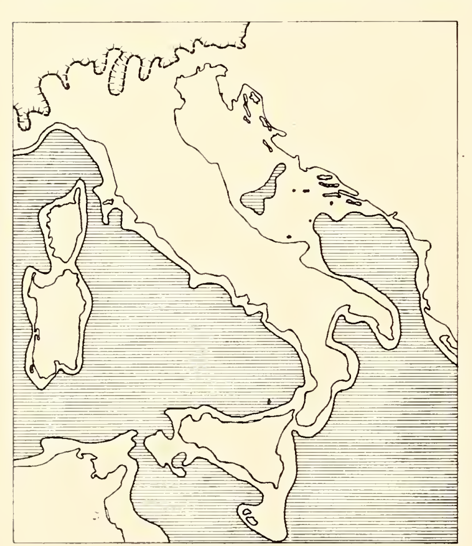
Über die Land- und Seeverteilung im adriatischen Raume während des Tertiärs unterrichten Abb. 3 und 4. Paläogeographische Karten des Tertiärs, die über einen tektonisch so außerordentlich aktiven Raum informieren sollen, können wegen der langen Zeitspanne von ca. 60 Mill. Jahren selbstverständlich nur als Anhaltspunkte dienen.

c) *Der Adria-Raum im Diluvium* (ca. —1 Mill. bis —10 000 Jahre)

Einen Überblick über die diluvialen Eis- und Zwischeneiszeiten sowie über die in der Literatur mitgeteilten Beträge der eustatisch bedingten Meeresspiegelschwankungen vermittelt Abb. 5.

Während einerseits die ältesten marinen Quartär-Sedimente im Mittelmeerraum heute in durchschnittlich 100 m Meereshöhe liegen, ließen marine Regressionen den Meeresboden im Diluvium bis etwa zur 120-m-Isobathe trockenfallen. Solche Tiefstände des Meeresspiegels waren eustatisch bedingt, d. h. sie sind auf die in Kaltzeiten anwachsenden Festlandeismassen zurückzuführen, deren Wasser den Weltmeeren entzogen wurde. Hebungen und Senkungen gestalteten das Bild noch mannigfaltiger: so erreicht beispielsweise eine tyrrhenische Terrasse, die normalerweise in +15 bis +30 m Meereshöhe liegt, im Isthmus von Korinth infolge starker Hebung eine Meereshöhe von 350 m. Hebungen, Senkungen und Einbrüche verleihen dem Mittelmeergebiet seine heutige Gestalt. Einbrüche ließen in Kreta und den griechischen Archipelen nur mehr Reste des alten ägäischen Festlandes bestehen. Zeugnis einstigen Verbundenseins mit dem Kontinent sind die fossilen Großsäuger der Mittelmeerinseln: die diluvialen Zwergelefanten Siziliens, Maltas, Kretas und Zyperns. Die starke seismische Aktivität und der Vulkanismus der Mediterranregion zeigen bis heute, daß die Schollenbewegungen fortdauern und daß noch immer tektonische Kräfte im Formen begriffen sind.

Einer Beurteilung der Landverteilung in einer bestimmten verflossenen Epoche der Erdgeschichte stehen wegen der vielen, oft entgegengesetzt wirkenden Faktoren in der Mediterraneis große Schwierigkeiten entgegen. Die unterschiedlichen Ansichten der Autoren über das Ausmaß der Beträge eustatischer Spiegelschwankungen des Mittelmeeres mögen darin wenigstens teilweise begründet sein. Die stärkste marine Regression während des Diluviums wird von italienischen Autoren mit 200 m angegeben (Boule 1906, A. C. Blanc 1942). Diese sogenannte Römische Regression entspricht der Mindelvereisung. Blanc (1942) diskutiert diesen Regressionsbetrag von 200 m und illustriert ihn anhand einer Karte (s. Abb. 6). Boule erwähnt eine derart starke Senkung des Mittelmeerspiegels bereits 1906 aus paläontologischen Überlegungen: nur so sei die Besiedlung der Mittelmeerinseln mit den ihnen eigenen diluvialen Großsäuger-Faunen bei den jeweiligen heutigen Meerestiefen erklärbar. — Bemerkenswert ist die Auffassung Tellinis, der während des gesamten Diluviums zum wenigsten ± breite Wasserstraßen zwischen Gargano, Tremiti-Pianosa-Insel und dalmatischer Küste vermutet (s. Abb. 7).



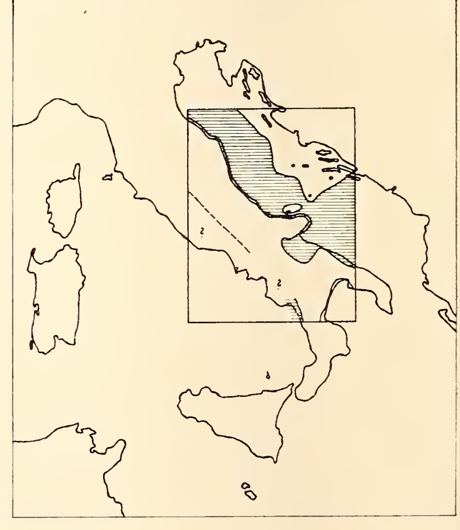


Abb. 6. Mindel-Glazial (Römische Regression). Küstenlinien Italiens (nach Blanc 1942). — Der Küstenverlauf auf der Zeichnung entspricht etwa der rezenten 200-m-Isobathe. Nach Blanc hat die Regression diese Tiefe noch überschritten.

Abb. 7. Diluvium. Küstenlinien im Südadria-Raum (nach Tellini 1890, verändert).







Abb. 8. Tyrrhenische Stufe im Mindel-Riß-Interglazial. Küstenlinien Italiens (nach Blanc 1942).

Abb. 9. Küstenlinien Italiens während der vorletzten (Riß-)Vereisung im Verlaufe der Posttyrrhenischen Regression (nach Blanc 1942).

Die der Rißeiszeit entsprechende Posttyrrhenische Regression hat nach Blanc (1937, 1942) ein Ausmaß von wenigstens —95 m erreicht. Werte von höchstens 120 m eustatischer Absenkung während der Mindelvereisung (Römische Regression) und von 90 bis 100 m während der Würmvereisung vertritt Woldstedt. Unter Umständen dürfe ein Absenkungsbetrag von 150 m erwogen werden, wohingegen 200 m völlig unwahrscheinlich seien (Woldstedt mdl.).

Diese niedrigen Werte sind um so wahrscheinlicher, als sie von einer Vielzahl von Autoren für verschiedene Untersuchungsgebiete nach unterschiedlichen Methoden ermittelt wurden. Sie werden daher den folgenden Ausführungen zugrunde gelegt.

## *Bewegungen des Meeresspiegels während des Diluviums*

Aus dem Gesagten folgt: Für die letzte Eiszeit (Würm) muß mit einer eustatischen Spiegelabsenkung von etwa 90 bis 100 m gerechnet werden, für die beiden vorhergehenden Eiszeiten (Riß und Mindel) mit vielleicht 115 bis 120 m. Es besteht aus rein glazialeustatischen Ursachen keine Möglichkeit der Ableitung eines Senkungsbetrages von 200 m (Woldstedt 1954).

Den Spiegelabsenkungen folgen umgekehrt gerichtete isostatische Bewegungen des Meeresbodens, die sich jedoch gegenüber den auf die entsprechenden Klimaeinwirkungen sofort folgenden Spiegelschwankungen verzögert auswirken. Einer isostatischen (verzögerten) Hebung des wasserentlasteten Ozeanbodens in einer Kaltzeit wird somit in der folgenden Warmzeit durch die (augenblicklich auftretende) Spiegelerhöhung entgegengewirkt.

Die pleistozäne Ausdehnung des Festlandes im Adria-Raum hängt somit von folgenden Gegebenheiten ab:

1. von tektonischen Bewegungen;

2. von eustatischen Meeresspiegelschwankungen infolge Festlegens bzw. Wiederfreiwerdens von Wasser aus dem allgemeinen Wasserkreislauf;

3. von isostatischen Bewegungen des Meeresbodens als Reaktion auf die verschiedene Belastung durch die eustatisch bedingt wechselnde Höhe der darüber lagernden Wassersäule.

Als entscheidend müssen die glazialeustatischen Bewegungen des Meeresspiegels gelten.

Abb. 5 (zusammengestellt nach verschiedenen Autoren) erläutert die Chronologie des Diluviums. Die Zeitangaben erfolgen nach Zeuner (1950), die heute allerdings — weil auf der Strahlungskurve von Milankovitch beruhend — sehr umstritten sind. Es ergeben sich für die Aufstellung jedoch durch Zeuners Zeitangaben lediglich größenmäßige Verschiebungen im Hinblick auf die Dauer einzelner Abschnitte des Diluviums, dagegen keine grundsätzlichen Fehler: so weiß man heute, daß die Rißeiszeit wesentlich länger andauerte, als es aus Abb. 5 hervorgeht; es ist weiterhin heute genau bekannt, daß die Würmeiszeit vor —80 000 bis —70 000 Jahren begann.

Woldstedt (1954, p. 294) skizziert den Gang der diluvialen Spiegelschwankungen in einem rohen Schema: dabei ist zu berücksichtigen, daß keineswegs während des ganzen Großen Interglazials (Mindel-Riß) 100 000 oder gar 200 000 Jahre hindurch — wie es im Schema erscheint — der Meeresspiegel (Tyrrhen) ständig die gleiche Höhe von ca. +30 m über dem heutigen Normalnull aufgewiesen hat; dem widerspricht die Anschauung, daß mindestens seit dem Jüngeren Tertiär mit einem allmählich sinkenden Ozeanspiegel zu rechnen ist. Die sogenannte Tyrrhenische Strandfläche stellt vielmehr einen besonders ausgeprägten Spiegelstillstand des Mindel-Riß-Interglazials dar. Für andere interglaziale Spiegelhochstände gilt sinngemäß dasselbe.

In welchem Ausmaße vielfach kaum noch rekonstruierbare tektonische Vorgänge in der Mediterranregion das paläogeographische Bild komplizieren, wird aus dem Beispiel der Kalabrischen Stufe deutlich: diese Terrasse tritt heute in allen Höhenlagen auf — teilweise in mehr als 1000 m über NN. Daraus ein ursprüngliches Niveau von etwa 180 m Meereshöhe ableiten zu wollen, ist praktisch unmöglich (Woldstedt 1958). Nachträgliche tektonische Verstellungen verschiedenen Ausmaßes haben auf der Apenninhalbinsel die alten marinen Strandflächen in andere Höhenlagen gehoben; nur noch in begrenzten Gebieten ist die ursprüngliche Höhenlage anzutreffen.

### Nomenklatur des Ältesten Pleistozäns

Die Spuren des Ältesten Pleistozäns sind durch jüngere Formen verwischt und daher nur selten klar erkennbar.

a) Die erste Kaltzeit (bemerkbar im tieferen, älteren Teil der Kalabrischen Stufe) nennt A. C. Blanc (1955) „Aquatraversa-Kaltzeit". Sie entspricht der Brüggen-Kaltzeit. Die mediterrane Kalabrische Stufe zeigt gegenüber dem wärmeren Klima des vorhergehenden oberen Pliozäns eine durch die erste quartäre Vereisung verursachte Abkühlung an. Ins Mittelmeer wandern boreale Formen ein. — Muschelüberzüge auf *Elephas-planifrons*-Molaren stellen die chronologische Parallelität mit der kontinentalen Villafranca-Stufe sicher. Pollenfunde deuten auf eine Kaltflora.

a') Die höhere, jüngere Kalabrische Stufe, das „Emiliano", ist somit dem Tegelen-Interglazial gleichzustellen.

b) Das ältere Sizil würde dann einer neuen Kaltzeit (Eburon?),

b') das jüngere, eigentliche Sizil einer darauf folgenden Warmzeit (Waal?) entsprechen. — Nach Gignoux (1954) übertrifft die Anzahl der warmen oder doch gemäßigten Faunenelemente die der Kaltformen. Diese Tatsache unterstreicht das Vorkommen von *Elephas antiquus* unter 14 m marinen Sizils von Sansevero (am Westfuß des Gargano), ferner bei Messina, Reggio und Livorno.

c) Die dann folgende Kaltzeit (Günz?) nennt Blanc „Cassia-Kaltzeit".

Nomenklatur des Mittleren und Jüngeren Pleistozäns (s. Abb. 5)

c') Der auf die Cassia-Kaltzeit folgenden Warmzeit entspricht das Milazzo. Während Woldstedt Sizil und Milazzo durch eine Kaltzeit (Günz?) getrennt sieht, betrachtet Gignoux (1954) das Milazzo als eine — vielleicht etwas verspätete — litorale Fazies des Sizil. Im Milazzo östlich Palermo kommen keine borealen Arten vor.

d) Die Sedimente der nächstjüngeren, sogenannten „Flaminia-Kaltzeit" enthalten Reste von *Cygnus bewickii* und werden ins Mindel gestellt. Der Mindel-Vereisung entspricht die Römische Regression mit ihrer starken Ozeanspiegelsenkung (s. Abb. 6). Bei einer Unterbrechung der Verbindung des Mittelmeeres mit dem Atlantik hätte, nach A. C. Blanc, der Mittelmeerspiegel noch tiefer als der Ozeanspiegel fallen müssen, da die Verdunstung den Zufluß in der Mediterranregion übertrifft, obwohl in den kühlfeuchten Eiszeiten der Verdunstungsfaktor geringer war als in den Zwischeneiszeiten. Seit Boule (1906) wird daher für die Römische Regression von einigen Autoren eine Absenkung des Mittelmeerspiegels um mindestens 200 m in Erwägung gezogen. Führende Diluvialgeologen rechnen hingegen heute mit höchstens 115 bis 120 m für die absolut stärkste Regression des Mittelmeeres.

d') Das bei etwa +30 m liegende Tyrrhen (s. Abb. 8) mit seiner *Strombus-bubonius*-Fauna fällt ins Mindel-Riß (Holstein-Interglazial). In Apulien liegt das Tyrrhen auf 25 bis 30 m Meereshöhe; die Strandbildungen liegen auf Tonen und Sandsteinen der Kalabrischen Stufe.

Für die tieferen Niveaus (ca. 15 bis 20 m = Monastir I und ca. 7 bis 8 m = Monastir II) wählt Woldstedt in Übereinstimmung mit Zeuner die Bezeichnung „Monastir" und stellt sie in die jüngere Riß-Würm-Zwischeneiszeit. Blanc hingegen rechnet diese Niveaus noch zum Tyrrhen („Tyrrheniano II").

e) Die sogenannte Posttyrrhenische Regression, Blancs „Intertyrrhenische Regression", stellt die starke Spiegelabsenkung der Riß-Eiszeit (Blancs „Nomentana-Kaltzeit") dar (s. Abb. 9).

e') Im letzten Interglazial steigt der Mittelmeerspiegel wiederum auf + 15 bis +20 m (Monastir I) bzw. auf +7 bis +8 m (Monastir II) an. Beide Niveaus ordnet Woldstedt dem letzten Interglazial (Riß-Würm) zu.

### d) *Das Diluvial-Klima im Adria-Raum*

Fossilfunde in der Grotta Romanelli (Otranto) sprechen für eine gegenüber der rezenten stark kontinental geprägten Glazialfauna im Würm Süditaliens. Als bezeichnend werden aus der Säugerfauna jungdiluvialer Schichten (wahrscheinlich Hauptvorstoß des Mittelwürms) *Capra ibex* (Steinbock) und aus der Avifauna *Cygnus bewickii* (Zwergschwan) und *Alca impennis* (Riesenalk) genannt. Der Zwergschwan überwintert heute im Raume von Norddeutschland bis Irland, wird aber ausnahmsweise auch im Mittelmeergebiet bis Algerien im Süden angetroffen. Ebensowenig wie die Zwergschwanfunde sind die *Alca-impennis*-Reste in den diluvialen Schichten Süditaliens als eindeutige Klimaindikatoren verwendbar. Der flugunfähige Riesenalk wurde mehrfach in Schichten der letzten Kaltzeit,

wahrscheinlich Würm-II, nachgewiesen. Der Vogel starb erst in der Mitte des 19. Jahrhunderts aus; er lebte im rezenten Klima auf der Breite Neufundlands und Islands, wurde jedoch in New Brunswick, Maine und Massachusetts beobachtet, vermutlich durch langandauernde ungünstige Wetterlagen bis Florida und in Europa bis Gibraltar verschlagen. An diesen Beobachtungen gemessen, darf man den süditalienischen Fossilien keine allzu große Bedeutung beimessen. Immerhin lassen sie auf ein gehäuftes Vorkommen der Art im Mittelmeergebiet schließen. Berücksichtigt man, daß in der letzten Kaltzeit bei Forli, in der SO-Ecke der Po-Ebene, Kiefernwald, nur spärlich untermischt mit Birke, Fichte und Weide vorkam, daß ferner in den diluvialen Torfen von Forli und Massaciuccoli (Pisa) die ausgesprochen atlantische Rotbuche fehlt, um erst viel weiter südlich in den Pontinischen Sümpfen (Rom) aufzutreten (Bertsch 1951), so wird ersichtlich, daß im diluvialen Mediterrangebiet wesentlich niedrigere Jahresdurchschnittstemperaturen als heute geherrscht haben. Das Klima der Mediterraneis hat sich in den Kaltzeiten des Diluviums zum kühl-ozeanischen Typ verschlechtert. Nach Flohn (1953) betrug die eiszeitliche mittlere Temperaturabnahme höchstens 5° C, in den Tropen 4° C und in eisnahen

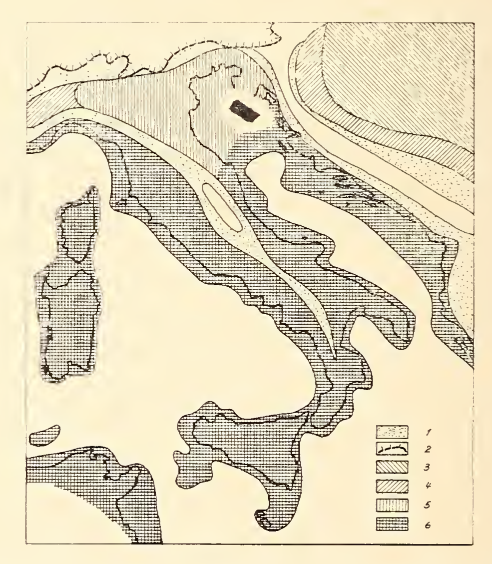



Abb. 10. Klimazonen Italiens zur Würmeiszeit (nachBüdel 1949, verändert).

Es bedeuten:

1 Frostschutt-Tundra
2 Landeis (die Zähnung zeigt gegen das Eis)
3 Lößsteppe
4 Löß-Waldsteppe
5 Nichttropischer Wald ohne wärmeliebende Arten (vornehmlich Kiefer, Birke, Weide; gelegentlich auch Lärche und Legföhre)
6 Nichttropischer Wald mit wärmeliebenden Arten (außer Kiefer, Birke, Weide usw. insbesondere anspruchsvollere sommergrüne Laubhölzer).

Gebieten (Mitteleuropa) 8° bis 12° C. Die der südadriatischen Region nächstgelegenen Eiszeitgletscher befanden sich im Alpenraum und teilweise im dinarischen Gebiet. Eine durchschnittliche Temperaturerniedrigung von etwa 4° bis 5° C dürfte also den Tatsachen nahekommen. Nach Büdel (1949) war im süditalienischen Gebiet Mischwald mit anspruchsvolleren sommergrünen Laubhölzern (s. Abb. 10) verbreitet. Dieser Vegetationstyp dürfte dem rezenten Rotbuchenwald der Foresta Umbra im Monte Gargano in etwa entsprechen. Die heutigen Klimabedingungen erlauben erst oberhalb 800 m Meereshöhe ein gutes Fortkommen und ausreichendes, natürliches Regenerationsvermögen von *Fagus silvatica*. Vermutlich sind die heutigen Buchenvorkommen in Süditalien als Relikte eines im „Pluvial" (Büdel 1949) zusammenhängenden Areals anzusehen. Wo Waldraubwirtschaft verschiedenster Form in geschichtlicher Zeit alte Buchenstandorte nicht zum Erlöschen brachte, kommt die Rotbuche heute in Italien von 800 bis 1200 m Meereshöhe an aufwärts vor.

Die aus klimatischen Gründen gegenüber heute anders zusammengesetzten Pflanzengesellschaften der diluvialen Mediterraneis müssen eine von der rezenten abweichende Faunenverbreitung im Gefolge gehabt haben.

Das Vorkommen des eiszeitlichen Laubwaldes von mittel- und nordeuropäischem Typus im größten Teil des Mittelmeergebietes zeigt, daß damals die sommerliche Trockenheit, die diese Region heute kennzeichnet, nicht bestand. Es müssen auch im Sommerhalbjahr regenbringende Westwinde das Mittelmeergebiet beherrscht haben.

## IV. Die transadriatischen Faunenelemente

a) Mammalia[1])

*Talpa romana*

Wie Stein in verschiedenen Publikationen zeigt, sind die europäischen Maulwürfe *T. europaea* und *T. romana* außerordentlich variabel. Größenunterschiede verschiedener Populationen beruhen nachweisbar auf ökologischen Faktoren. Die starke Abhängigkeit des Maulwurfs von Bodenbeschaffenheit und Bodenfeuchte ist bedingt durch seinen hoch spezialisierten Nahrungserwerb. Das starke Abweichen der großen, breitschädeligen *Talpa r. romana* von den kleinen, breitschädeligen makedonischen, thessalischen und korfiotischen *Talpa r. stankovići* führt Stein (1963) auf eine Isolation der gleichen Ausgangsform in zwei räumlich getrennten Refugien (Süditalien bzw. südbalkanischer Raum) seit dem Pleistozän zurück; später schob sich ein Sperr-Riegel schmalschädeliger Maulwürfe (*T. europaea*) vor die Breitschädel, wobei in SO-Europa einerseits stankovići als kleinwüchsige Gebirgsform isoliert im Areal der Schmalschädel erhalten blieb. Im Gebiet von St. Tropez — Norditalien bildeten sich Mischformen. Die

[1]) Genaue Besprechung der einzelnen im Monte Gargano nachgewiesenen Arten in „Neue biogeographische Untersuchungen zur Verbreitung transadriatischer Faunen- und Floren-Elemente", Witte 1964, unveröff. (Diss. Univ. Bonn).

kargen Karstgebiete des Gargano-Massivs beherbergen eine kleinwüchsige Population, die vermutlich ökologisch bedingt ist. Der Anschein eines „transadriatischen" Garganomaulwurfs wird hervorgerufen durch seine intermediäre Größe und geographische Mittelstellung zwischen den großwüchsigen Breitschädeln des übrigen Italien und den kleinwüchsigen Breitschädeln Korfus (vgl. Witte 1964 a).

*Crocidura suaveolens*

Das Areal der im italienischen sowie im mittel- und süddalmatinischen Küstengebiet der Adria verbreiteten großwüchsigen, langschwänzigen *Crocidura s. debeauxi* wird in Istrien durch eine kleinere, kurzschwänzigere Population unterbrochen. Es handelt sich hierbei um die weiter östlich lebende Subspezies *mimula* oder um eine Übergangsform zu dieser. Die *mimula*-Zwischenzone in Istrien erinnert an den *Talpa-europaea*-Riegel nördlich der *Talpa-romana*-Populationen. Sie geht vielleicht zurück auf eine nach Abklingen der Würmeiszeit in Oberitalien — Istrien zunächst verbreitete Gartenspitzmaus, die niedrigeren Temperaturen angepaßt war. Zum Zeitpunkt dieser ersten nacheiszeitlichen *mimula*-Besiedlung des Alpensüdrandes muß *debeauxi* nicht notwendig bereits auf zwei Teilareale (westlich bzw. östlich der Adria) beschränkt gewesen sein. Vielmehr können beide, heute getrennten, Populationen über den trockengefallenen Seeboden der Nordadria (südlich bis zur Beite von Ancona — Zadar) miteinander in Verbindung gestanden haben. — Aus dem Vorkommen der im mediterranen Klimagürtel der Adriarandgebiete verbreiteten *debeauxi* läßt sich daher n i c h t auf eine transadriatische Landbrücke im gargano-dalmatischen Raume schließen.

*Eliomys quercinus*

M a t e r i a l : 38 Bälge mit Schädeln, 3 separate Schädel und Schwänze sowie Maße von 6 weiteren Exemplaren (Dalmatien und Herzegowina).

Vergleichsmaterial: Mittel- und Süditalien (22), Sizilien (12), Lipari (3), Sardinien (11), Norditalien (21), Südfrankreich (1), Schweiz (1), Deutschland (3), Israel (2), Arabien (1) Rio de Oro (18).

Mittel- und Süditalien sowie Sizilien besiedelt *Eliomys qu. pallidus* Barrett-Hamilton, 1899 (Locus typ.: Palermo). Vom Monte Gargano sind keine Gartenschläfer bekannt; die Art scheint hier zu fehlen. Dieselbe Subspezies, deren auffälligstes äußeres Merkmal der schwarze Schwanzring ist, wird gemeinhin für Dalmatien angegeben. Ebenfalls eine schwarze Markierung auf der Schwanzunterseite kennzeichnet die Subspezies *dalmaticus,* welche Dulić und Felten 1962 für Mitteldalmatien (Locus typ.: Mosorgebirge/Jugoslawien) beschrieben haben. Diese neue Subspezies soll sich von *pallidus* durch ein anderes Breiten-Höhen-Verhältnis des Rostrums (Rostrum breiter als hoch) und durch blassere Färbung (grauer als *pallidus*) unterscheiden.

Außerdem geben die Autoren gegenüber *pallidus* längere mandibulare und maxillare Zahnreihen an. Einschränkend wird bei der vergleichenden



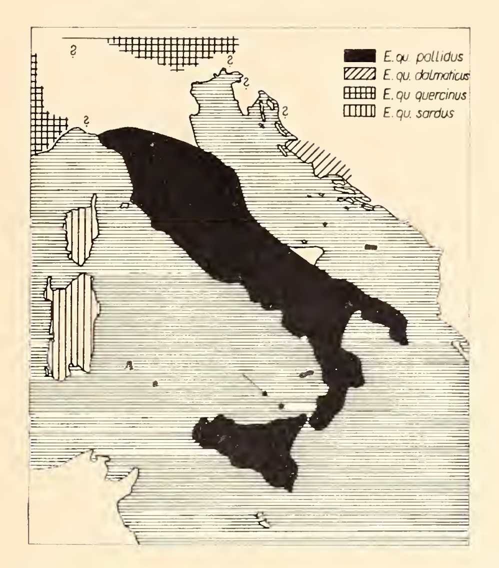



Abb. 11. Verbreitung von *Eliomys quercinus* im Adria-Raum (nach eigenen Untersuchungen). Norditalien (Ligurien, Isonzo-Raum): *E. qu. quercinus.* — Mittel- und Süditalien sowie Sizilien: *E. qu. pallidus*; M. Gargano: nicht nachgewiesen. — Sardinien, Korsika: *E. qu. sardus.* — Liparische Inseln: *E. qu. liparensis.* — Jugoslawien: *E. qu. dalmaticus.* — Sonstige weiße Felder auf der Verbreitungskarte: kein Material geprüft.

Beurteilung der Rückenfärbung dalmatinischer und sizilianischer Gartenschläfer der Einfluß des Fangmonats erwähnt (die *dalmaticus*-Serie wurde im Juli gesammelt, die sizilianischen *pallidus*-Exemplare teilweise im Frühjahr).

Meine eigenen Untersuchungen an zahlreichem Material aus Jugoslawien und Italien[1]) ergaben:

Bei 9 von 10 nachgeprüften Exemplaren der Typusserie des *dalmaticus* konnte ich das *dalmaticus*-Merkmal „Rostrum breiter als hoch" bestätigen. In einem Fall maß Rostrumbreite = Rostrumhöhe. Diese 10 Tiere stammen vom Mosorgebirge nahe Split aus 850 bis 950 m Meereshöhe. Bei 4 weiteren Exemplaren der Typusserie des *dalmaticus* fand ich nur in einem Fall, daß das Rostrum breiter als hoch ist; diese Tiere stammen nicht aus dem Gebirge, sondern aus niederen Lagen an der Küste (Biograd und Šibenik). Acht auf dieses Merkmal hin untersuchte Exemplare, die ich selbst in Split/Marjan fing, wiesen nur in einem Fall die von Dulić und Felten angegebenen Besonderheiten des Rostrums auf. Alle anderen Tiere besitzen eine geringere Breite als Höhe des Rostrums, wie es Dulić und Felten für *pallidus* angeben. Übrigens weisen 5 von 19 der von mir geprüften *Eliomys*

[1]) Die Befunde für die italienischen Seealpen und für den Bereich Lucca-Viareggio gründen sich auf Serien, die K. Bauer, G. und J. Niethammer 1960 und 1961 sammelten (noch nicht veröffentlicht).

aus Mittelitalien (Viareggio, Lucca; Compobasso) ebenfalls das Schädelmerkmal des *dalmaticus* auf. Es handelt sich demnach um ein Merkmal italienischer und jugoslawischer Populationen, das die Gebirgstiere aus dem Mosor in hohem Maße aufweisen, während es in nächster Nachbarschaft (Split, Biograd) nur gelegentlich auftritt.

Die Angabe, daß dalmatinische Exemplare *(dalmaticus)* sich in der Färbung von italienischen und sizilianischen *(pallidus)* unterscheiden, trifft nicht zu: Nr. 417 (♀) und 419 (♂) der Coll. G. Witte, beide Juli-Bälge aus Split, entsprechen in der Färbung g e n a u Nr. 6.8.4.29 und 6.8.4.30 (♂) der Coll. des Brit. Museums. Beide sind Juni-Bälge aus Sizilien. Für Winterbälge gilt entsprechend: Nr. 2 (♂) der Coll. Altobello, Februar-Balg aus Campobasso (westl. des Monte Gargano), ist nicht unterscheidbar von Nr. 95.4.6.1 der Coll. des Brit. Museums, einem Januar-Balg aus Split. Meine eigenen Messungen bestätigen hingegen, daß die Zahnreihenlängen (Oberkiefer ebenso wie Unterkiefer) bei dalmatinischen *Eliomys*-Populationen allgemein etwas höhere Werte erreichen als bei italienischen und sizilianischen Populationen:

| | Variation | M | n |
|---|---|---|---|
| Italien und Sizilien: | | | |
| OZR | (5,3 — 5,7) | 5,4 | 21 |
| UZR | (5,3 — 5,9) | 5,5 | 22 |
| Dalmatien: | | | |
| OZR | (5,6 — 6,2) | 5,9 | 13 |
| UZR | (5,3 — 6,1) | 5,7 | 13 |

Der Unterschied in den Mittelwerten der Länge von oberer bzw. unterer Molarenreihe italienischer und dalmatinischer Gartenschläfer wurde statistisch mit dem t-Test geprüft. (Hierzu standen mir außer selbst vermessenem Material einige Maße von weiteren Paratypen zur Verfügung, die ich Herrn Dr. H. Felten verdanke.) Es ergab sich für O Z R ($x$ = Werte für Italien / Sizilien; $y$ = Werte für Dalmatien):

$$\text{Mittelwert } \bar{x} = 5{,}4381 \pm 0{,}0263$$

$$\text{,, } \bar{y} = 5{,}8000 \pm 0{,}0429$$

Die Differenz der Mittelwerte ist sehr stark gesichert ($t = 7{,}49$; $n = 36$; $P < 0{,}001$).

Entsprechend ergibt sich für U Z R :

$$\text{Mittelwert } \bar{x} = 5{,}50 \pm 0{,}0335$$

$$\text{,, } \bar{y} = 5{,}64 \pm 0{,}0415$$

Die Differenz der Mittelwerte ist stark gesichert ($t = 2{,}74$; $n = 38$; $P \sim 0{,}01$).

Da kein Material aus NW-Jugoslawien und NO-Italien (Biograd — Udine — Bologna) zur Verfügung steht bzw. Serien fehlen, können trotz dieser Befunde keine Aussagen über systematische Beziehungen zwischen *E. qu. pallidus* und *dalmaticus* gemacht werden. Es erhebt sich die Frage, ob es sich bei den dalmatinischen Populationen um eine deutlich unterscheidbare Subspezies mit eigenem Areal handelt oder ob die unterscheidenden Merkmale klinal verlaufen und Übergangspopulationen zwischen *pallidus* und *dalmaticus* im Nordadria-Randgebiet auftreten.

Die Subspezies *dalmaticus* Dulić und Felten wurde aufgrund geringfügiger schädelallometrischer Abweichungen einer Gebirgspopulation und scheinbarer geringer Farbabweichungen dalmatinischer *Eliomys quercinus* gegenüber italienischen und sizilianischen Populationen geschaffen. Es wird gezeigt, daß das Schädelmerkmal des *dalmaticus* bei geographisch eng benachbarten und durch keine Grenzen getrennten Populationen innerhalb des Herkunftsgebietes der Typusserie fehlen kann. Geeignetes Vergleichsmaterial erlaubt die Feststellung, daß dalmatinische und italienische sowie sizilianische Gartenschläfer sich n i c h t in der Färbung unterscheiden. *E. qu. dalmaticus* Dulić und Felten (Jugoslawien) unterscheidet sich von *E. qu. pallidus* Barrett-Hamilton (Italien und Sizilien) hingegen in geringem Maße durch die längeren Zahnreihen.

Maße der Gartenschläfer *(Eliomys qu. dalmaticus)* von Split/Marjan, Coll. G. Witte:

| | | | |
|---|---|---|---|
| K + R[1]) | (120 — 135) | M = 127,6 | n = 9 |
| Schw | (112 — 124) | M = 117,4 | n = 7 |
| HF | (26,0 — 29,5) | M = 27,9 | n = 9 |
| Gew | (66,0 — 93,3) | M = 77,8 | n = 9 |
| SL | (35,5 — 37,1) | M = 36,6 | n = 7 |
| CB | (32,7 — 34,1) | M = 33,5 | n = 7 |
| Rostrum-Länge[2]) | (15,3 — 15,9) | M = 15,7 | n = 8 |
| Hirnkapsel-Länge | (17,0 — 17,6) | M = 17,3 | n = 7 |
| OZR | (5,7 — 6,2) | M = 5,8 | n = 8 |
| UZR | (5,5 — 6,1) | M = 5,7 | n = 8 |
| Diast-Länge | (7,9 — 8,6) | M = 8,3 | n = 8 |
| Hirnkapsel-Breite | (16,3 — 17,5) | M = 17,0 | n = 7 |

[1]) K + R = Kopf-Rumpflänge (alle Längenmaße in mm)
Schw = Schwanzlänge
HF = Hinterfußlänge
Gew = Gewicht (in g)
CB = Condylobasal-Länge (vgl. Diss. Witte, 1964, p. 57 f., Univ. Bonn)
SL = größte Schädellänge
OZR = Länge der Oberkieferzahnreihe (Molarenreihe)
UZR = Länge der Unterkieferzahnreihe (s. OZR)
Zyg = Zygomatische (Jochbogen-)Breite
Iorb = Interorbital-Verengung

[2]) Maße und Meßmethode wie Dulić und Felten (1962).

| | | | |
|---|---|---|---|
| Zyg | (20,5 — 22,4) | M = 21,4 | n = 7 |
| Breite über Molaren | (8,3 — 8,9) | M = 8,6 | n = 8 |
| Iorb | (4,9 — 5,4) | M = 5,2 | n = 8 |
| Hirnkapsel-Höhe (ohne Bullae) | (10,1 — 10,6) | M = 10,4 | n = 7 |
| Hirnkapsel-Höhe (mit Bullae) | (13,4 — 14,2) | M = 13,8 | n = 7 |
| Länge d. Bullae | (9,1 — 9,6) | M = 9,4 | n = 7 |
| Rostrum-Breite | (6,7 — 7,4) | M = 7,1 | n = 8 |
| Rostrum-Höhe | (7,0 — 7,5) | M = 7,2 | n = 8 |

Ob die italienischen *pallidus*-Populationen (Lucca — Viareggio) direkt an die jugoslawischen *dalmaticus*-Populationen (Biograd) grenzen oder aber durch „weißschwänzige" Populationen der Nominatform (Ligurien, Trient, oberer Isonzo) eine Arealunterbrechung erfahren, konnte ich mangels Materials aus dem Raume Istrien — Udine — Venedig nicht klären (vgl. Abb. 11).

*Muscardinus avellanarius*

Apenninische und griechisch-korfiotische Haselmäuse sind gekennzeichnet durch v i e r wurzeligen $M_3$. Dieses Merkmal läßt sich deuten als Erbe einer ursprünglich geschlossenen Population, die später eine geographische Trennung erfuhr. Man könnte diese Trennung bei einer alten, konservativen Art, wie sie *Muscardinus avellanarius* darstellt, im Tertiär suchen und tektonische Vorgänge im Adriaraum dafür verantwortlich machen. Möglicherweise ist jedoch — wie es Stein (1963) bei *Talpa europaea* sieht — die räumliche Trennung beider Populationen erst viel später, im Diluvium, erfolgt, als sich *M. avellanarius* in zwei Refugien (Italien und Balkan) zurückzog. Bei fortschreitender Erwärmung schoben sich dann Angehörige einer durch d r e i wurzeligen $M_3$ gekennzeichneten Population *(M. a. avellanarius)*, die in einem dritten Refugium weiter östlich die Eiszeiten überdauert hatten, von Osten her vor die heutigen Subspecies *M. a. zeus* und *M. a. pulcher*. — Das rezente Verbreitungsbild dieser südlichen Haselmäuse scheint f ü r die Hypothese der Palagruža-Brücke zu sprechen. Es kann allerdings, wie oben geschildert, auch ohne Zuhilfenahme einer Landbrücke erklärt werden. (Weitere Angaben s. in Witte 1962 b; ferner in Roesler und Witte 1966, im Druck.)

Von 41 untersuchten Säugerarten scheinen drei (vier?) die Hypothese einer versunkenen Palagruža-Brücke zu stützen, nämlich

*Talpa romana,*
*Crocidura suaveolens,*
*Eliomys quercinus?* und
*Muscardinus avellanarius.*

8 Arten widersprechen in ihrer Verbreitung jedoch dieser Hypothese, nämlich

*Erinaceus europaeus,*
*Talpa europaea,*
*Talpa hercegovinensis (= mizura),*
*Neomys anomalus?,*
*Glis glis,*
*Dolomys bogdanovi,*
*Pitymys subterraneus* und
*Microtus arvalis.*

29 Arten geben keinen Hinweis, da allgemein verbreitet. Eine Bewertung von *Sorex araneus* ist wegen mangelnden Vergleichsmaterials aus dem Balkan nicht möglich; dasselbe gilt für *Neomys anomalus,* die vom Gargano nicht belegt ist.

Die Analyse hat also 3 (4?) „positive", 8 „negative" und 29 „neutrale" Arten ergeben.

b) Reptilia

*Lacerta sicula* (s. hierzu Abb. 12 bis 18)

Die *Lacerta-sicula-campestris*-Populationen vom Monte Gargano und aus Mitteldalmatien (Split) weisen keinerlei wesentliche Unterscheidungsmerkmale auf. In beiden Gebieten kommen recht große Exemplare im Gebirge (ca. 200 bis 400 m Meereshöhe) vor. Die Inselrassen *sanctinicolai* und *cazzae* (vgl. Abb. 16, 15) weichen in der Zeichnung von *campestris* ab; sie erreichen nicht die Größe der stärksten Festlandtiere. *Cazzae* besitzt eine deutlich verdüsterte Grundfärbung ohne hervortretende Grüntöne. Weitgehende Übereinstimmung zeigen alle diese Populationen in der Anzahl der Rückenschuppen: die Variationsbreite bewegt sich zwischen 46 und 73 (♂) und zwischen 53 und 71 (♀) bei Mittelwerten von 61 (♂) und 59 (♀) (Monte Gargano), 65 (♂) und 61 (♀) (Split — Sinj), 66 (♂) und 64 (♀) (Tremiti-Inseln), 68 (♂) und 69 (♀) (Insel Kopište). Deutlich weicht dagegen *ragusae* sowohl von *campestris* (Split) als auch von *cazzae* (Kopište) im Zeichnungsmuster wie in der Anzahl der Rückenschuppen ab: die Variationsbreite der Anzahl der Rückenschuppen bewegt sich bei dem von mir untersuchten *ragusae*-Material zwischen 70 und 76 (♂) und zwischen 66 und 80 (♀ sowie Jungtiere unbestimmten Geschlechts); das entspricht einem Mittelwert von 73 (♂ und ♀). Es ergibt sich somit für *ragusae* eine auffallend hohe Anzahl von Rückenschuppen gegenüber anderen *sicula*-Rassen. *Ragusae* besitzt deutlich kleinere Rückenschuppen als *campestris* (Split) und *cazzae* (Kopište). Das von *s. campestris* unterschiedene Zeichnungsmuster der *s. ragusae* ist auffallend (s. Abb. 17, 18 und 15).

Wettsteins Annahme, *sicula*-Eidechsen von der Inselschwelle, d. h. aus der Gegend von Kopište, hätten die Population von Dubrovnik aufgrund aktiver Ausbreitung begründet, lehne ich aus verschiedenen Gründen ab:

1. Die *sicula*-Insel Kopište liegt nur 4 km westlich der *melisellensis*-Insel Lastovo (vgl. Abb. 14, 13 und 12), welche, verfolgt man den Verlauf der Isobathen, die geradlinige Fortsetzung der Inselschwelle bildet. Es ist unwahrscheinlich, daß *L. sicula* jemals auf Lastovo, Mljet und den Dubrovnik vorgelagerten Inseln vorgekommen ist und etwa von der schwächeren Art, *L. melisellensis*, verdrängt wurde. Der Verlauf der Isobathen spricht ferner gegen die Annahme, daß „küstenwärts", d. h. südlich einer „binnenländischen" *melisellensis* (auf Lastovo) altes *sicula*-Areal versunken sei. Nimmt man überhaupt eine alte Festlandbrücke im heutigen südadriatischen Inselbogen an, so ist Lastovo in diese einzubeziehen. Der Verlauf der Bruchlinien und der Isobathen in der Südadria lassen keine andere Deutung zu. Kopište liegt innerhalb der 100-m-Isobathe der jugoslawischen Küste; wäre *sicula*-Areal abgesunken, so hätte das südlich Kopište und Lastovo geschehen müssen; *sicula*-Eidechsen von Kopište hätten dann von Lastovo Besitz

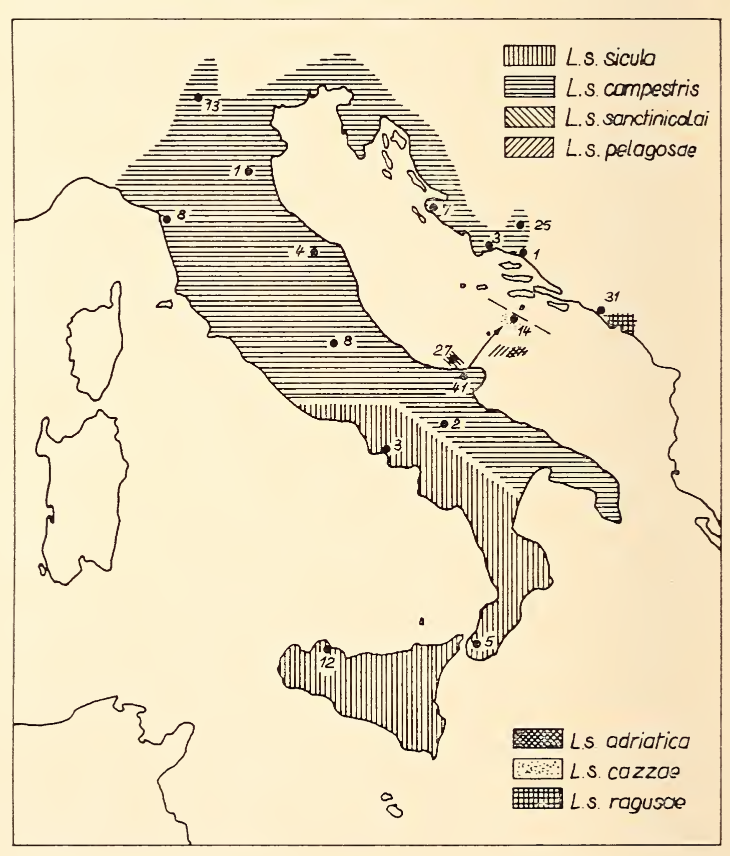



Abb. 12. Verbreitung von *Lacerta sicula* in Italien und im westlichen Balkan (die tyrrhenischen Populationen sind nicht berücksichtigt). Die Punkte bezeichnen die Herkunftsorte der untersuchten Serien, die Zahlen die Anzahl der geprüften Exemplare.



Abb. 13. Verbreitung von *Lacerta melisellensis* (Übersicht).

ergreifen können, indem sie die kleinere *melisellensis* zurückdrängten. Es ist wenig einleuchtend, daß zwischen Kopište und Lastovo, auf dem Rücken der Inselschwelle, senkrecht zu ihrer Längsachse und zu den Hauptbruchlinien, bereits ein Kanal bestanden haben soll, während nur wenige Kilometer südlich noch festes Küstenland einen Faunenaustausch mit Süddalmatien ermöglicht hat.

2. Die, meines Wissens, auf die Altstadt von Dubrovnik beschränkte *L. sicula ragusae* deutet auf Verschleppung durch den Menschen: im Ombla-Tal, nur wenige Kilometer nördlich Dubrovnik, und bei Mlini, ebenso wenige Kilometer südlich der Stadt, lebt direkt am Meer nur *L. melisellensis*. Nach Wettstein ist das ein sicheres Anzeichen für ein Fehlen der *L. sicula*. Daß diese Regel nicht ohne Ausnahme ist, konnte ich im Karst bei Sinj (östlich Split) nachweisen: hier fand ich auf kleinem Raume eine Anzahl sehr starker *L. sicula campestris* in einer feuchten, begrasten Quellmulde an einem Rinnsal inmitten einer *L.-melisellensis-fiumana*-Population, deren Exemplare wesentlich geringere Körpermaße aufweisen. *Melisellensis* ist die eigentliche Bewohnerin der Karrenfelder, Trockenmauern und vegetationsarmen Karstflächen. *L. sicula* kommt bei Sinj, nach meiner Beobachtung, sonst nur im vegetationsreicheren und feuchteren Kulturland des Polje vor. Dieses Polje steht allerdings über das Cetina-Tal mit der Adriaküste bei Omiš in Verbindung. Es handelt sich demnach bei L. sicula nicht um eine ausgesprochene Küstenform, wie Radovanović und Wettstein betonen. Entsprechend fing ich *L. sicula* im Apennin (Savignano di Puglia) in 800 m Meereshöhe im Zentrum der italienischen Halbinsel.

Einen Parallelfall zu der für Dubrovnik-Kotor vermuteten anthropogenen Verschleppung stellt die auf den Hafen von Palma (Mallorca) beschränkte, ganz offenbar eingeschleppte *Lacerta pityusensis* dar.

Gegen Radovanovićs Annahme einer Besiedelung Kopištes nach der Eiszeit von Westen her über einen Festlandvorsprung (Halbinsel) sprechen mehrere geologische Daten:

1. Die eustatische Absenkung des Meeresspiegels während des Würm-Maximums betrug nach heute geltender Ansicht 90 bis 100 m; die stärkste Absenkung während des Riß-Maximums höchstens 120 m. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse hätte also Palagruža möglicherweise noch nach dem Riß-Höhepunkt von

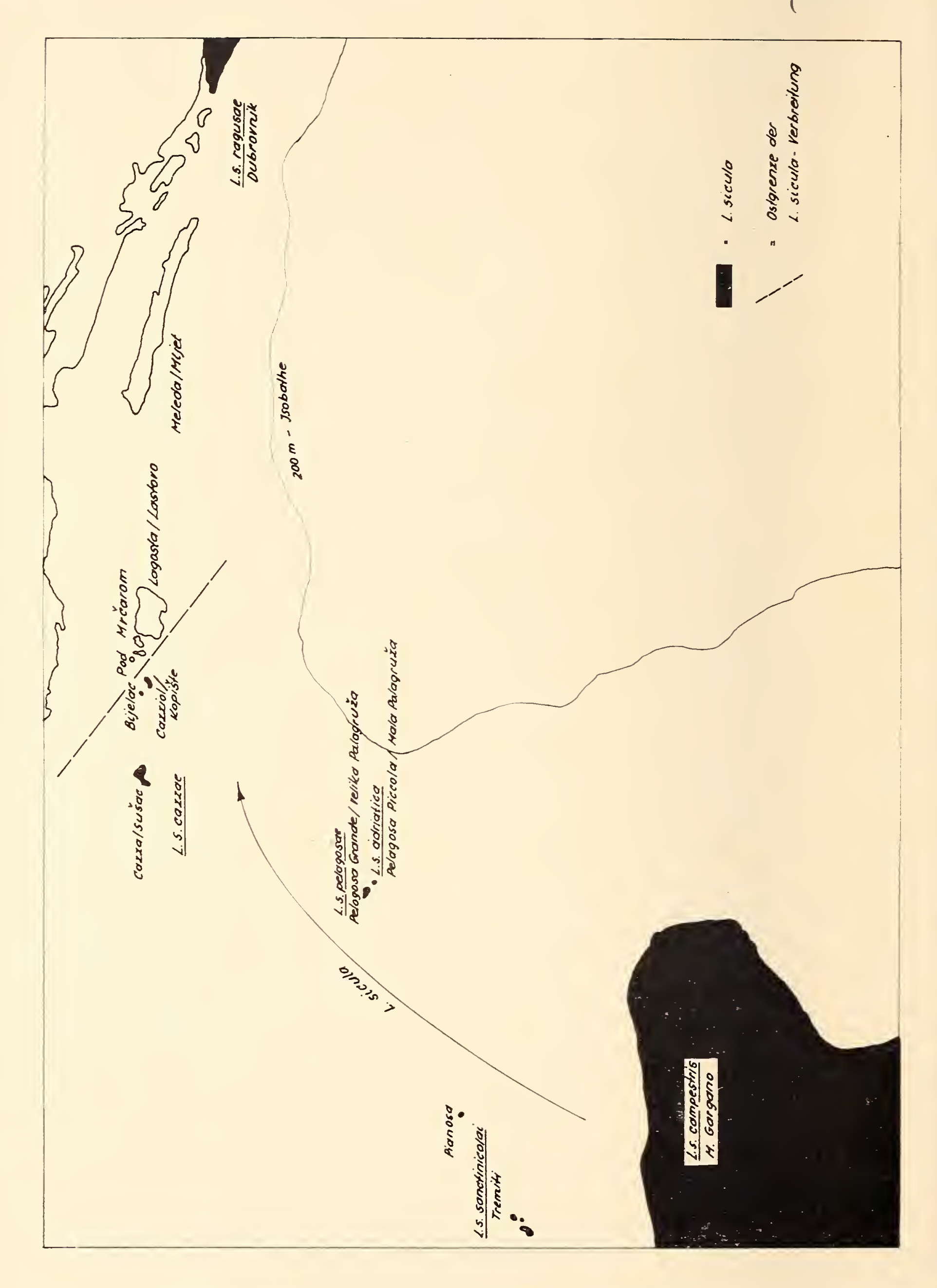



Abb. 14. Verbreitung der *Lacerta-sicula*-Rassen im Bereich der südlichen Adria. Die Ostgrenze des *sicula*-Areals ist gleichzeitig Westgrenze des *melisellensis*-Areals im südadriatischen Inselbogen. Der Pfeil zeigt die Ausbreitungsrichtung der Eidechsen an.

Italien her besiedelt werden können. Von Kopište aus konnten noch nach dem Würm-Höhepunkt Eidechsen ostwärts weiterwandern. Sie taten es nicht; ihr Besiedlungsalter scheint also geringer zu sein. Zwischen Palagruža und Sušac — beides Inseln mit *sicula*-Populationen — beträgt heute die Meerestiefe ca. 180 m, d. h. im Diluvium, während eines Zeitraumes von insgesamt etwa 800 000 bis 1 Mill. Jahren, ist hier, zum wenigsten eustatisch, keine Landverbindung wahrscheinlich. Offen bleibt somit die Frage nach der Besiedlung der Sušac-Gruppe. Unterstellt man den von Boule (1906) empfohlenen Wert von 200 m Spiegelabsenkung während des Eiszeitalters als richtig, so erhebt sich die Frage, warum *L. sicula* nicht den gesamten dalmatinischen Küstenraum über den trockengefallenen Meeresboden zwischen Gargano und Dalmatien in Besitz genommen hat.

2. Gegen eine Besiedlung der Sušac-Gruppe — und vielleicht sogar der Palagruža-Inseln — v o r dem Würm-Maximum (etwa zur Zeit der, vermutlich stärksten, Spiegelabsenkung während des Riß-Glazials) erheben sich Bedenken aus klimatischen Gründen: G. A. Blanc (1921, 1928 b), Gams (1935) und A. C. Blanc (1942) verweisen auf die Fossilfunde in der Grotta Romanelli (Otranto): das Beispiel des Riesenalks *(Alca impennis) in* Schichten der letzten Eiszeit, wahrscheinlich Würm-II, läßt auf wesentlich niedrigere Jahresdurchschnittstemperaturen im Vergleich zu den heutigen schließen. Diese Tatsache ergibt sich auch aufgrund der Pollenanalysen, die bei Forli in der letzten Eiszeit Kiefern, Birken, Fichten und Weiden aufweisen, während die ausgesprochen atlantische Rotbuche in den diluvialen Torfen von Forli und Massaciuccolí (Pisa) noch fehlt, um erst weiter südlich in den Pontinischen Sümpfen (Rom) aufzutreten (Tongiorgi 1936, Bertsch 1951). Das bedeutet, daß die rezente *L.-sicula*-Verbreitung erst nach dem Würm-Maximum erfolgt sein kann. Gams (1935) rechnet in Mittel- und Süditalien mit einer postglazialen Wüstenzeit, die wahrscheinlich dem feuchtwarmen Atlanticum Mitteleuropas entspricht. In dieser Zeit ist eine Ausbreitung der *L. sicula* im Adria-Nordbogen denkbar. Es ist fraglich, ob *L. sicula* bei einer eiszeitlichen Klimaverschlechterung zum kühl-ozeanischen Typ, bei einer Temperaturabnahme von rund 5° C im gargano-dalmatischen Raum überdauert haben kann. Nach Büdel (1949) war Mischwald mit anspruchsvolleren sommergrünen Laubhölzern in diesem Gebiet verbreitet (s. Abb. 10). *Lacerta sicula* kommt in diesem Vegetationstyp, der etwa dem Buchenwald der Foresta Umbra in 800 m Meereshöhe entspricht, nur ganz ausnahmsweise in Randgebieten vor: ureigener Lebensraum der Ruineneidechse ist die mediterrane Vegetationsstufe und Anbauzone; hier tritt *Lacerta sicula* geradezu als Kulturfolger auf.

3. Sprechen somit Eustatik, Diluvialklima und rezente Verbreitung gegen eine Besiedlung der Palagruža- und Sušac-Inseln vor dem Ausklingen der Würmeiszeit, so bleibt nur noch die Annahme einer sehr starken tektonischen Absenkung des Meeresbodens zwischen Palagruža und Sušac, deren zeitliche Einordnung aber kaum „nach der letzten Eiszeit", wie es Radovanović fordert, möglich ist. Eine Absenkung von 90 m (180 m Seetiefe abzüglich der 90 m, die man für eine eustatische Absenkung in Rechnung stellen muß) ist für einen Zeitraum von höchstens 15 000 Jahren, gemessen an den Hebungen und Senkungen, die sich an klassischen Ruinen für die letzten 2000 bis 2500 Jahre ablesen lassen, schwer vorstellbar. Ihre Möglichkeit ist aber, infolge lokaler, eng begrenzter Einbrüche durchaus gegeben. Unverständlich bleibt aber auch bei dieser Annahme, daß die geringe Tiefe zwischen Kopište und Lastovo (heute ca. 80 m Seetiefe) bereits in Form eines Kanales bestanden haben soll.

Ich halte es für naheliegend anzunehmen, daß die Eidechsen der Sušac-Gruppe, vielleicht sogar die der Palagruža-Gruppe, von Westen her eingeschleppt wurden. — Von Kopište ist mir aus eigener Beobachtung *Lacerta oxycephala* bekannt. Diese Art lebt auf dem Festland und auf den meisten Inseln Dalmatiens. Es handelt sich um eine alteingesessene Form mit großem Verbreitungsareal. Wenn ein im Verhältnis zum Kanal von Lastovo (zwischen Lastovo und Kopište) erst junger Einbruch die festländische Verbindung zwischen Palagruža- und Sušac-Gruppe (einschließlich Kopište) unterbrochen hätte, wäre die Spitzkopfeidechse auch auf Palagruža zu erwarten; hier ist sie bisher jedoch unbekannt. Statt dessen ist sie auf die dalmatinischen Küsteninseln der gargano-dalmatischen Inselschwelle beschränkt. Es handelt sich demzufolge um eine südosteuropäische Art ohne jede Andeutung einer transadriatischen Verbreitung. Wir dürfen daher




Abb. 15. *Lacerta sicula campestris* vom Monte Gargano. Nr. 35, 94, 44 Coll. G. Witte, 1961 leg. (♂).



Abb. 16. *Lacerta sicula cazzae* von der Insel Kopište (Südadria).
Nr. 154, 165, 161 Coll. G. Witte, 1962 leg. (♂).

vermuten, daß die Überflutung der zentralen Palagruža-Schwelle schon erfolgt war, als die alteingesessene, wärmeliebende *Lacerta oxycephala* Kopište besiedelte.[1]) Der später erfolgte, nach Osten gerichtete Vorstoß der *L. sicula* kann in diesem Falle Sušac und Kopište gar nicht mehr erreicht haben. Damit verdichtet sich der Verdacht, daß die *sicula*-Populationen der zentralen und östlichen Inseln der Südadria Nachkommen von Westen eingeschleppter Tiere sind. Immerhin wurden auf diesen Inseln Nachweise des Menschen aus dem Neolithicum gefunden (erwähnt bei Beguinot 1910): Möglichkeiten und Zeit genug also, bei derart geringen Entfernungen Ausgangszentren neuer Eidechsen-Populationen zu begründen.

Die hohe Rückenschuppenzahl bei *L. s. ragusae* weist auf dasselbe Merkmal der Nominatform (Sizilien) hin; andererseits spricht das Zeichnungsmuster für eine *L. s. campestris* nahestehende Form. Die hohen Schuppenzahlen deuten auf eine kleine Ausgangspopulation (Verschleppung und Isolation mit Allelschwund) hin.

Alle diese Gedankengänge zeigen nur mögliche Verbreitungsvorgänge auf. Sie sind nicht beweisbar.

Dennoch ergibt sich hieraus, daß *Lacerta sicula* aus der Liste trans-

[1]) Selbstverständlich kann auch *L. oxycephala* Kopište durch passive Verbreitung erreicht haben.



Abb. 17. *Lacerte sicula ragusae* von Dubrovnik (Süddalmatien).
Nr. 16243 : 7, 16243 : 2 (♀); 16483 (♂) Coll. Nat. Hist. Mus. Wien.

adriatischer Faunenelemente zu streichen ist: ein aktives Vordringen über die Adria bis in die dalmatinische Küstenregion ist unwahrscheinlich; ihr Vorkommen auf dem süddalmatinischen Festland mit größter Wahrscheinlichkeit auf anthropogene Verschleppung zurückzuführen.

*Lacerta muralis* (s. hierzu Abb. 19)

Nach Mertens (1930) haben sich die süditalienischen und südjugoslawischen[1]) Mauereidechsen wahrscheinlich als ökologische Rassen (Gebirgsformen) unabhängig voneinander ausgebildet. — Es besteht ferner die Möglichkeit, daß die italienischen gebirgsbewohnenden Mauereidechsen Relikte einer *L.-muralis*-Population sind, die in dem kühl-ozeanischen Klima des Postwürm ein zusammenhängendes Areal in Italien besaßen, heute jedoch nur noch in montanen Klima- und Vegetationsräumen sie-

[1]) Mauereidechsen vom Lovćen/Montenegro stimmen in Beschuppung und Färbung mit *m.-muralis*-Serien überein. Sie leben an der Arealgrenze von *m. albanica*. Beide Rassen sind nicht sicher unterscheidbar — weder nach Färbungs- noch nach Beschuppungsmerkmalen. Ich halte *m. albanica* für eine Subtilform der *m. muralis* und stelle die von mir gesammelten Lovćen-Exemplare zur älteren Rasse *m. muralis*.



Abb. 18. *Lacerta sicula campestris* von Split-Sinj (Mitteldalmatien).
Nr. 35, 41, 40 Coll. G. Witte, 1962 leg. (♂).

deln. In der mediterranen Klimazone Italiens differenzierten bzw. breiteten sich andere Rassen aus.

Die einzelnen Merkmale, die zur Definition der Mauereidechsen-Rassen gebraucht werden, sind so variabel, daß eine deutliche und befriedigende Abgrenzung der Rassen *m. muralis* und *m. albanica* im Osten von *m. breviceps* im Westen nicht möglich ist. — Obwohl die süditalienischen, der Nominatform nahestehenden *muralis*-Populationen durch grüne *muralis*-Populationen von den wiederum braunrückigen Tieren des Alpengebietes *(m. maculiventris* und *m. muralis)* geographisch getrennt sind, ist ein transadriatischer Status der Süditaliener nicht gegeben. Die rezente Verteilung läßt darauf schließen, daß klimatische Gründe eine im Postwürm erfolgte Rassenverbreitung oder bzw. und Rassendifferenzierung zum heute vorliegenden Bild im Bereich der Alpen und der italienischen Halbinsel verursacht haben. Für die Rassenbildung und Rassenverteilung stehen somit etwa 8000 bis 15 000 Jahre zur Verfügung. Dem Rückzug der kühl-ozeanischen Vegetation auf die Lagen oberhalb 800 m Meereshöhe folgten gleichzeitig die braunrückigen Mauereidechsen Mittel- und Süditaliens.

Gegen einen transadriatischen Status spricht das Vorkommen brauner Mauereidechsen in Mittelitalien (Boulenger 1920, p. 174); solche Fundorte im Hochgebirge (Abruzzen) sprechen für reliktäre Vorkommen in letzten klimatisch geeigneten Rückzugsgebieten (Parallelen: Rötelmaus, Baumschläfer). Im Widerspruch zu der Annahme, braunrückige, waldbewoh-

nende *muralis* seien über eine Landbrücke von Osten her nach Italien eingewandert, steht die Feststellung der Koleopterologen, daß Käfer vom transadriatischen Verbreitungstyp praktisch nie waldbewohnende Formen, sondern Karstbewohner oder doch solche rein mediterranen Klimas sind: Die süditalienische Koleopteren-Fauna weist überwiegend solche „transadriatischen" Formen auf, die über eine vegetationsarme (warmzeitliche) „Adriabrücke", nicht aber über eine bewaldete (kaltzeitliche) eingewandert sein müßten.

Da im Postwürm keine gargano-dalmatische Landbrücke bestand resp. geologisch nachweisbar ist, lassen sich die süditalienischen Mauereidechsen nur als Konvergenzentwicklung zu den südosteuropäischen Tieren (ähnliche Vegetations- und Klimaverhältnisse) erklären (Mertens a. a. O.) oder aber als Relikte einer im (abklingenden?) Würm-Glazial lebenden Population, deren Areal über Norditalien mit Jugoslawien verbunden war und deren zirkumadriatische Verbreitung mit zunehmender Erwärmung im Norden der Apenninhalbinsel unterbrochen wurde, als die kühl-ozeanischen Faunenelemente in den tieferen Lagen durch mediterrane Formen ersetzt bzw. verdrängt wurden und sich in höhere Gebirgslagen mit reliktärem Klima- und Vegetationscharakter zurückzogen.

c) Coleoptera

Das Verbreitungsbild von 18 der 21 untersuchten Käferarten scheint die Brückenhypothese zu stützen. Hier muß erwähnt werden, daß diese 21 Arten bereits eine Auswahl aus Gridellis (1950) 138 transadriatischen For-



Abb. 19. Verbreitung braunrückiger *Lacerta-muralis*-Populationen im Bereich der Adria. — Abweichend von der Karte ist *L. muralis* zwischen Triest und Senj auch in der Küstenzone nachgewiesen *(L. m. maculiventris).*

men darstellt; diese Auswahl wurde gemäß den von mir (s. S. 166) genannten Kriterien für eine transadriatische Verbreitung getroffen.

4 Arten von diesen 18, welche sich „positiv" verhalten, sind allerdings ± flugfähig. Es sind dies die Spezies

*Scarabaeus semipunctatus,*
*Polydrosus picus,*
*Danacaea picicornis* und
*Isomira ferruginea.*

Die Arten

*Pimelia rugulosa,*
*Otiorrhynchus lasioscelis* und
*Anthicus funebris*

verhalten sich neutral. Sie überschreiten die Adria nicht völlig, kommen jedoch auf den zentralen südadriatischen Inseln vor; es bleibt somit unklar, ob sie diese vorgeschobenen Siedlungsräume über eine „transadriatische Landbrücke" oder lediglich auf einer Halbinsel erreicht haben. Von diesen weniger ausgesprochen transadriatischen Arten ist wiederum *Anthicus funebris* flugfähig.

Bei 20 der 21 Arten kann die Wahrscheinlichkeit von Verschleppungen nicht (ganz) ausgeschlossen werden. Verfrachtung durch den Menschen oder mittels Treibgutes, Wind und Strömung etc. liegen meines Dafürhaltens bei folgenden Arten im Bereich des Möglichen:

*Geotrupes brullei* und *intermedius* . . Verschleppung mittels Erdtransportes?
*Scarabaeus semipunctatus* . . . . . . . Mit Handelsgut aus Venedig? Aktiv, fliegend?
*Erodius siculus* . . . . . . . . . . . . . . Mit Pflanzgut (Rebstöcken) verschleppt?
*Tentyria italica* . . . . . . . . . . . . . . Mit Ballast, Erdtransporten?
*Pedinus meridianus* . . . . . . . . . . . Mit Güterverkehr?
*Stenosis intermedia* . . . . . . . . . . . Anemohydrochore Verbreitung (bewohnt Sandstrand und Salzgärten!)?
*Dendarus dalmatinus* . . . . . . . . . . Vor letzter Kaltzeit noch zirkumadriatische Verbreitung, dann infolge Klimaverschlechterung nach Süden abgedrängt?
*Cylindronotus exaratus* . . . . . . . . . Anemohydrochore Verbreitung? Anthropogene Verschleppung?
*Asida fiorii* . . . . . . . . . . . . . . . . Teilweise anemohydrochore Verbreitung?
*Otiorrhynchus villosus* . . . . . . . . . Mit Erde oder Gütern verschleppt?
*Otiorrhynchus villosus* . . . . . . . . . Mit Pflanzgut, Holz o. ä. eingeschleppt (Schadinsekt an *Oleo europaea*!)?
*Anthicus funebris* . . . . . . . . . . . . Anemohydrochore Verbreitung (Gattung *Anthicus* ist halophil!)?

Eine eingehendere Bewertung der einzelnen Käferarten im Hinblick auf Verschleppungsmöglichkeiten bleibt der Diskussion (s. S. 224 f.) vorbehalten.

Im Falle *Stenosis intermedia* (s. Abb. 20) können südadriatisch-albanische Populationen die südadriatischen Inseln durch kombinierte Wind- und Seedrift (anemohydrochore Verbreitung, s. Palmén 1944) besiedelt haben.

Für nahe Verwandtschaft dieser Populationen sprechen Gridellis und Kochs Befunde der Identität von *dalmatina, pelagosana* und der Nominatform (auf der Tremiti-Gruppe). Mit Ausnahme von Palagruža können alle Inseln noch im Würm (letzte glaziale Regression) vom Festland Jugoslawiens bzw. Italiens her besiedelt worden sein (klimatische Einwände ergeben sich nicht, da die Art bis Norditalien sowie in der istrianischen Bora-Zone vorkommt). Die teilweise vom Verbreitungszentrum weit abgelegenen Vorkommen (z. B. Ionische Inseln) deuten auf passive Ausbreitung hin. Vermutlich geht das rezente Artareal auf mehrere Verbreitungsursachen zurück; keinesfalls läßt es irgendwelche Schlüsse auf ehemalige Landzusammenhänge im Adriaraum zu.

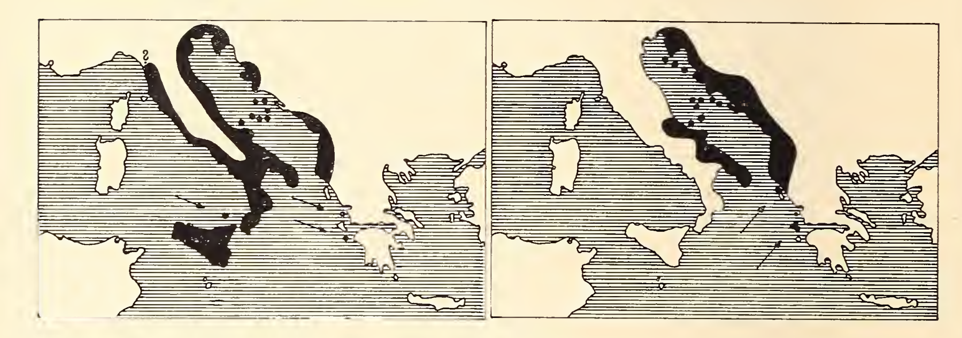


Abb. 20. Verbreitung von *Stenosis intermedia* (Sol.) (nach Angaben verschiedener Autoren).

Abb. 21. Verbreitung von *Dendarus dalmatinus* (Germ.) (nach Gridelli 1950, vereinfacht).

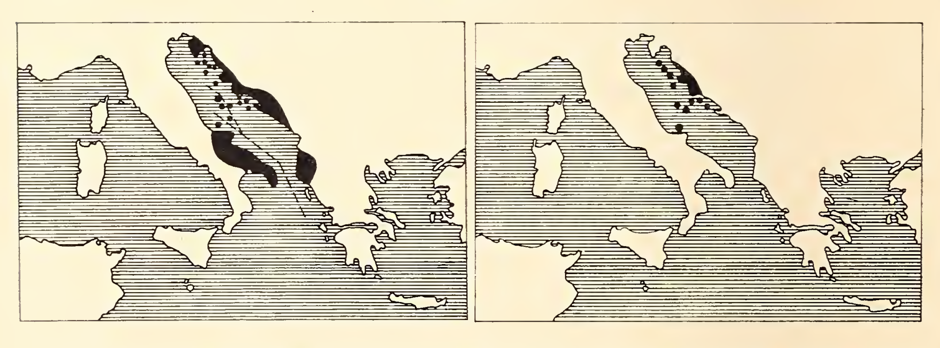


Abb. 22. Verbreitung der Tenebrionidae *Asida fiorii* Leoni (Italien, Tremiti); *Asida fascicularis* Germ. (jugoslaw. Festland, Inseln des Quarner Golfes und Norddalmatiens, ferner auf Brač, Hvar, Vis [= Lissa], Korčula und Mljet); *Asida melisellensis* Müll., nach Müller Subspezies von *A. fascicularis* Germ. (Brusnik = Mellisello, Svetac Andrija, Palagruža-Inseln); *Asida pubipennis* Müll. (Sušac = Cazza); *Asida pubipennis pomoensis* (Grid.) (Jabuka = Pomo), von Gridelli als Subspezies der *A. fiorii* angesehen (nach Gridelli 1950, verändert).

Abb. 23. Verbreitung von *Otiorrhynchus villosus* Stierl. (nach Gridelli 1950, vereinfacht).



Abb. 24.
Verbreitung von *Orestia alpina* (Germar) (nach Gridelli, vereinfacht).

Das oben angedeutete glazialklimatisch bedingte Zurückweichen des *Dendarus dalmatinus* (s. Abb. 21) nach Süden kann zur Folge gehabt haben, daß der Käfer im Postglazial den alten Siedlungsraum noch nicht wieder völlig zurückzuerobern vermochte. Eine solche (maximal 70 000 Jahre umfassende) getrennte Entwicklung der südadriatischen Populationen könnte Ursache subspezifischer Differenzierung sein. Dann wären die adriatischen Inselpopulationen außerhalb der heutigen 100-m-Isobathe vor der jugoslawischen Küste — mithin die Populationen von Palagruža, Pianosa, Tremiti, ferner vom Gargano-Gebiet und nordwestlich bis zu den Abruzzen — durch passive Verbreitung zu erklären. Unter Umständen stellen die kleinwüchsigen apulischen Populationen lediglich Minusvarianten (kleinwüchsige Ökotypen) dar, wie sie auch von anderen Tierklassen (Mammalia: *Talpa r. romana* vom M. Gargano) bekannt sind.

Weit auseinander liegende Vorkommen derselben Form, wie sie bei *Asida melisellensis* (Brusnik, Svetac Andrija, Palagruža) oder bei *Asida pubipennis* (Sušac) und *A. p. pomoensis* (Jabuka) vorliegen (s. Abb. 22), sind vielleicht durch anemohydrochore Verbreitung der Ausgangspopulation (en) zu erklären (vgl. Abb. 36, Strömungen der Adria).

*Otiorrhynchus villosus* (s. Abb. 23), der erst in jüngster Zeit und nur in drei Exemplaren auf den Tremiti nachgewiesen werden konnte, auf Palagruža, trotz vieler Besuche, u. a. Novaks, bisher jedoch nicht nachgewiesen wurde, scheint mir eher gegen eine zusammenhängende Landbrücke zu sprechen: *villosus* erweckt auf den Tremiti den Anschein jüngerer Einschleppung.

Problematisch bleibt das rezente Artareal von *Orestia alpina,* die Bergwaldbewohnerin ist und im Küstengebirge Dalmatiens (rezent) fehlt, ferner die Adriainseln meidet und in zwei Exemplaren im Gargano gefunden wurde (s. Abb. 24). Es sind Bestätigungen in Form neuer Belege für den Gargano erforderlich. Für den Fall, daß solche nicht erbracht werden und die Art weiterhin in geeigneten Biotopen im Apennin unbekannt bleibt (nach Gridelli gibt es keine erwiesenen Vorkommen in Italien außerhalb des M. Gargano), sollte der Gedanke eines Irrtums (vertauschte Etiketten) oder einer falschen Fundortangabe in Erwägung gezogen werden.

Die Analyse weist (von insgesamt 138 transadriatischen Käferarten Gridellis) allein *Orestia alpina* als Faunenelement aus, das eindeutig für die Brücken-Hypothese zu sprechen scheint.

d) Mollusca

Die rezente Verbreitung von 4 (5) Schneckenarten aus einer Gruppe von 8 untersuchten scheint die Brücken-Hypothese zu stützen: sie verhalten sich „positiv". Es handelt sich um die Spezies

*Delima laevissima*,
*Delima gibbula*,
*Delima stigmatica* und
*Lindholmia corcyrensis*.

Weitere drei Arten verhalten sich „neutral", nämlich

*Vitrina bonelli*,
*Monacha parumcincta* und
*Cochlostoma gracile*.

*Medora almissana* sollte ursprünglich nicht bewertet werden, weil das von A. J. Wagner angegebene Vorkommen im Gargano-Massiv der Bestätigung zu bedürfen schien. Da Forcart (1965) jedoch das Vorkommen von *Medora (Medora) almissana garganensis* (Wagner) für erwiesen hält (vgl. a. a. O. p. 121), sei die von Jaeckel, Klemm und Meise (1956/57) als dinarisch bezeichnete Spezies nunmehr als fünfte der „positiven" Arten genannt. Balkanareal: Dalmatien, Bosnien.

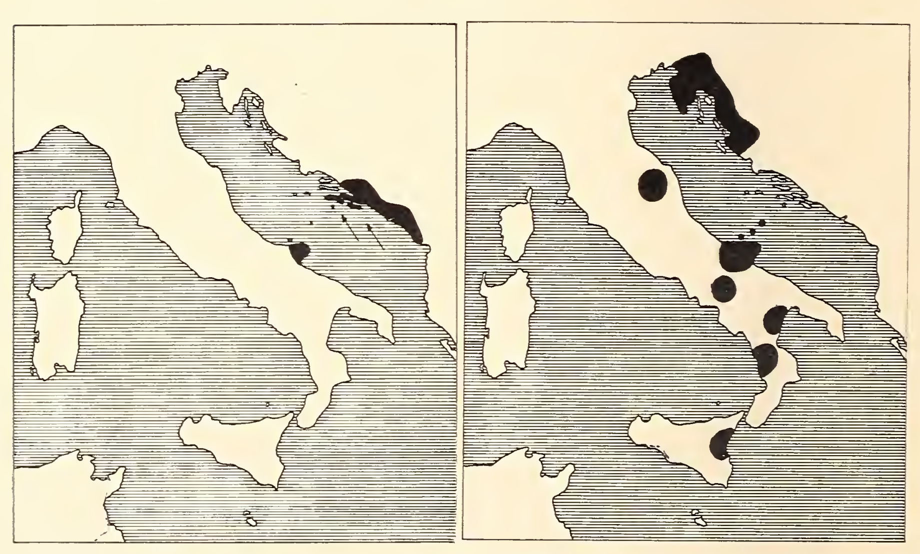


Abb. 25. Verbreitung von *Delima laevissima* (Rssm.) (nach Angaben verschiedener Autoren).

Abb. 26. Verbreitung von *Delima gibbula* (Rssm.) (nach Angaben verschiedener Autoren).

*Delima laevissima* (s. Abb. 25) wurde bisher nur von Holdhaus im Gargano gefunden. Eine plausible Erklärung für das Vorkommen der Art im Gargano gibt es nicht: sie scheint die Brücken-Hypothese in jeder Hinsicht zu rechtfertigen. Bei der großen vertikalen Verbreitung der Art kann man eine Verschleppung immerhin erwägen, doch lassen sich kaum Zeitangaben darüber machen, wann die italienische (Gargano) von den Populationen Jugoslawiens (Korčula, Mljet, Dalmatien) getrennt worden ist (konservative Gebirgs- und Inselformen liegen vor, die bisher keine Differenzierungen erfuhren).

*Delima gibbula* (s. Abb. 26), der die gerippte Form *Delima fulcrata niethammeri* zugezählt wird (Forcart 1965), gibt keinen positiven Hinweis auf das Bestehen einer versunkenen südadriatischen Landbrücke, da sie im Norden bis zum Appenino Romano bzw. bis Istrien und Friaul verbreitet ist, die Adria somit im Norden umwandert haben kann (möglicherweise beim Abklingen der Würmeiszeit, als die Küstenlinie noch weiter als heute nach Süden verschoben war). — Lediglich die *gibbula*-Populationen der südadriatischen Inseln bedürfen einer Erklärung. Es handelt sich hier mit großer Wahrscheinlichkeit um Ansiedlungen, die durch passive Verbreitung begründet worden sind.

*Delima stigmatica maritima* (s. Abb. 27) wurde 1925 von Degner im Hafengebiet von Brindisi gefunden. Innerhalb der nächsten 30 Jahre erfolgte keine nennenswerte Arealausweitung. Sacchi erklärt die italienische

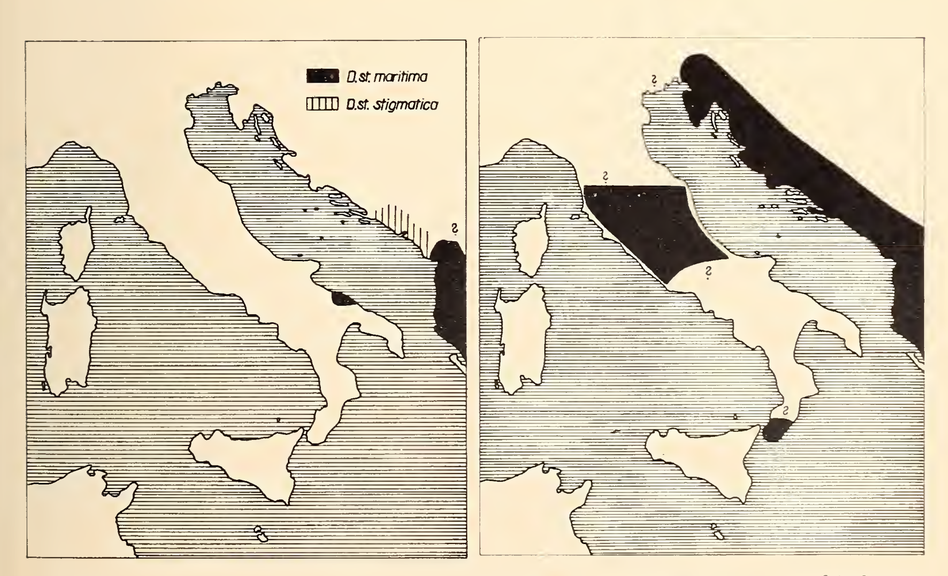



Abb. 27. Verbreitung von *Delima stigmatica* (Rssm.) (nach Angaben verschiedener Autoren). Schwarz: *D. st. maritima*; schraffiert: *D. st. stigmatica*.

Abb. 28. Verbreitung von *Vitrina bonelli* Targione Tozzetti (nach Angaben verschiedener Autoren).

Population für rezent eingeschleppt; Forcart schließt sich dieser Auffassung an. Für diese Annahme spricht das Vorkommen innerhalb des Hafengebietes bzw. in unmittelbarer Nähe eines Hafens, der lange regen Güterverkehr mit Albanien unterhielt, ferner die Tatsache, daß die Schnecke sich in dem Zeitraum von 30 Jahren zwischen Degners und Sacchis Untersuchungen nicht weiter ausbreitete. Es scheint sich um ein Tier zu handeln, das seine Verbreitung über die Adria hinweg Verkehr und Handel des Menschen verdankt, wie es wahrscheinlich auch bei der Eidechse *Lacerta sicula ragusae* der Fall ist. Bereits Degner streift die Möglichkeiten einer Verdriftung von *Delima stigmatica,* wobei auf Mazelle (1915) hingewiesen wird: danach gelangten zwei Flaschenposten in 23 bzw. 65 Tagen von Kotor nach Brindisi. Schneckenschalen würden sich jedoch in dieser Zeit mit Wasser füllen. Doch erscheint mir eine Verdriftung mit Treibholz immerhin denkbar, wenngleich eine Verschleppung mit Schiffsgut viel näher liegt.

Das Artareal der *Vitrina bonelli* (s. Abb. 28) im apenninischen und dinarischen Gebiet läßt vermuten, daß diese Schnecke im Diluvium aus klimatischen Gründen auf beiden Halbinseln nach Süden abgedrängt wurde und postglazial aus diesen Refugien noch nicht wieder so weit nach Norden vorgestoßen ist, daß eine lückenlose Verbreitung um den Adrianordbogen stattfinden konnte. Die subspezifische Differenzierung der west- und ostadriatischen Populationen muß seit dem Diluvium erfolgt sein.

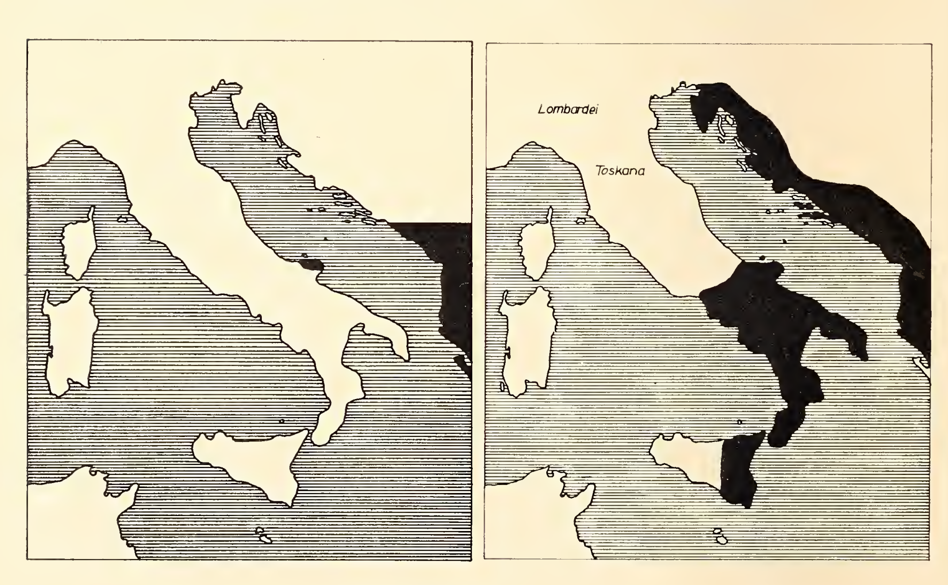



Abb. 29. Verbreitung von *Lindholmia corcyrensis* Partsch. (nach Angaben verschiedener Autoren).

Abb. 30. Verbreitung von *Monacha parumcincta* (Pfeiffer) (nach Angaben verschiedener Autoren).

*Lindholmia corcyrensis* (s. Abb. 29) wurde erst in jüngster Zeit im Gargano in wenigen Exemplaren nahe der Küste nachgewiesen. Ein Übersehen der Art bei allen früheren Sammlungen erscheint sehr unwahrscheinlich. Es handelt sich auch hier vermutlich um eine Neuansiedlung infolge Einschleppung oder Verdriftung, wie Paget (1962) andeutet. Zwei der gefundenen Exemplare (von verschiedenen Fundorten) wurden in sehr stark ausgebleichtem und abgehobeltem Zustand gefunden. Das dritte und größte wies die typische, hornbraune Färbung auf und wurde lebend gefunden. Es kann sich daher bei diesem Stück nicht um ein angeschwemmtes Exemplar handeln (nach Paget). Forcart (1965) sieht allerdings, im Gegensatz zu Paget, in dem Auftreten an zwei, in der Luftlinie ca. 6 km voneinander entfernten Lokalitäten einen Hinweis auf einen natürlichen Zusammenhang mit dem Vorkommen an der Balkanküste, obgleich Peschici — einer der Gargano-Fundplätze — Hafenort ist.

Verglichen mit den 272 von Jaeckel, Klemm und Meise (1956/57) aufgeführten dinarischen Landschneckenarten ist die Anzahl von nur vier bzw. fünf transadriatischen Arten außerordentlich gering. Dieser Tatbestand spricht keineswegs für eine Faunenwanderung über eine Landbrücke, sondern eher für zufällige und sprunghafte Arealausweitungen, wie sie durch passive Verbreitung möglich sind.

Eine eingehendere Bewertung der einzelnen Schneckenarten im Hinblick auf Verschleppungsmöglichkeiten bleibt der Diskussion (s. S. 210—215) vorbehalten.

## V. Die transadriatischen Blütenpflanzen

Die hier diskutierten 45 Spezies stellen eine enge Auswahl aus weit über 400 dar, die in der älteren Literatur (Beck, Beguinot, Markgraf, Trotter etc.) als Transadriaten aufgeführt werden. Nur die hier berücksichtigten Spezies besitzen eine transadriatische Verbreitung im Sinne meiner Definition (vgl. S. 166), sind also im Westen o d e r Osten auf die südlichen Regionen der jeweiligen Halbinsel beschränkt. Die übrigen (in der umfangreichen Artenliste Trotters aufgeführten) Formen sind im nördlichen Abschnitt b e i d e r Halbinseln zu Hause, verfügen somit im weiteren Sinne über ein zirkumadriatisches Areal; oder sie treten etwa im Balkangebiet und auf den Inseln des Tyrrhenischen Meeres, nicht aber in Süditalien bzw. im Gargano auf und brauchen daher hier nicht berücksichtigt zu werden.

Von den 45 besprochenen Pflanzenarten (in 46 Subspezies) scheinen 37 die Brücken-Hypothese zu stützen, sie verhalten sich also „positiv". Die übrigen 8 dürfen als „neutral" gelten, da sie keine näheren Hinweise für oder gegen die These geben; es sind dies:

*Viola dehnhardtii*,
*Hypericum barbatum*,
*Hippomarathrum cristatum*,
*Pimpinella anisoides*,
*Convolvulus cneorum*,

*Verbascum longifolium,*
*Cirsium strictum* und
*Gagea foliosa.*

Das scheinbar auf eine versunkene Landbrücke hinweisende Verbreitungsbild der 38 eindeutig transadriatischen Formen kann im Einzelfalle ganz verschieden gedeutet werden. So scheint mir die Fähigkeit der Compositen, ihr Areal mit Hilfe der mit Flugapparaten versehenen Früchte über große Strecken auszuweiten, allgemein unterschätzt worden zu sein. Auffallend ist der hohe Anteil von 7 Compositen bei 38 transadriatischen Florenelementen.

Für *Inula candida,* Compositae, ist außerdem ein Fall von Verschleppung bekannt geworden (Hegi, o. J., ca. 1935). Trotter (1912) denkt bei *Inula* sogar an die Möglichkeit mariner Verdriftung. Das Verbreitungsgebiet von *I. candida* (s. Abb. 31) verlockt geradezu, ihr Vorkommen im

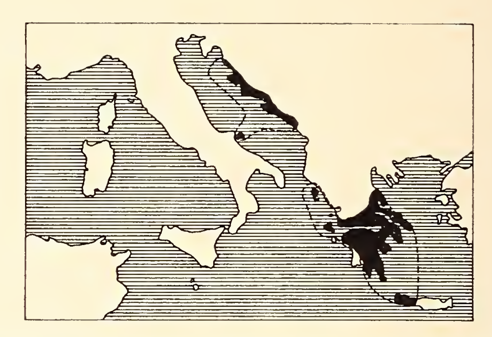


Abb. 31. Verbreitung von *Inula candida* Cass. (nach Rikli 1943, erweitert).

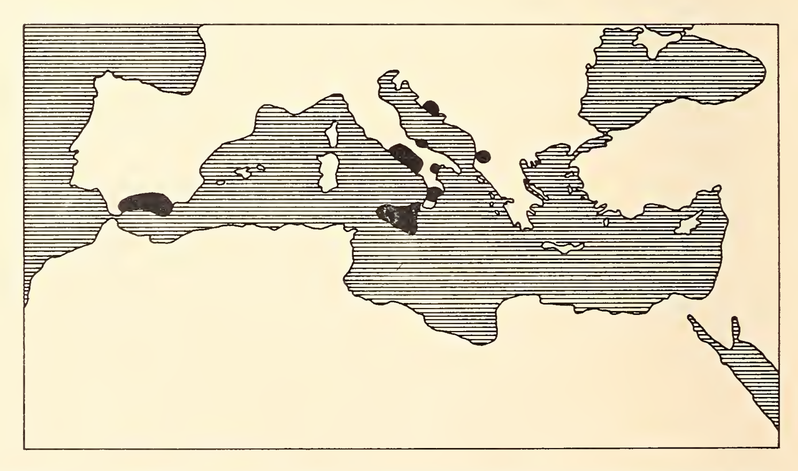


Abb. 32. Verbreitung von *Biarum tenuifolium* Engl. (nach Markgraf 1927).

Gargano einer alten festländischen Verbindung zwischen Dalmatien und O-Italien zuzuschreiben. Eine Pflanze, die in unmittelbarer Küstennähe so häufig ist wie *I. candida* in Dalmatien, ist jedoch schon an und für sich besonders verschleppungsverdächtig. Die Pflanze besitzt flugfähige Früchte (Fallschirm-Prinzip), die, günstige Luftströmungen vorausgesetzt, weite Strecken zu überbrücken vermögen. Solche Winde (Etesien) beherrschen den Mittelmeerraum während des Sommerhalbjahres. Es können ferner Wirbelstürme (s. Witte 1963) Samen und Früchte in höhere Luftschichten befördern, von wo aus eine Verfrachtung über große Entfernungen möglich ist. Weiterhin ist das Haftvermögen der *Inula*-Früchte so groß, daß sie ohne Schwierigkeit an Kleidungsstücken oder im menschlichen und tierischen Körperhaar verschleppt werden können. *Inula* ist eine der wenigen auffallend blühenden Pflanzen, die während der trockenen Sommermonate die öden Kalkfelsen schmücken: da ihr Areal im Westen auf die nähere Umgebung des Kastells Monte S. Angelo beschränkt ist, kann es sich hier sogar um bewußt angesiedelte Pflanzen handeln: viele rheinische Burg- und Klostergärten bergen noch heute mediterrane Pflanzen, die vor Jahrhunderten mit heimkehrenden Kreuzfahrern den Weg in den Norden fanden und sich seitdem lokal zu halten vermögen (z. B. *Vinca major* an Burg Nordeck, Hemmerich, Kr. Bonn).

Mehrere Verbreitungsformen liegen meines Dafürhaltens bei den folgenden Arten im Bereich des Möglichen:

| | |
|---|---|
| *Hypochoeris cretensis* | Verbreitung durch Fallschirmfrüchte? Auffällig das auf S-Italien beschränkte Vorkommen. |
| *Dononicum caucasicum* | Das rezente Verbreitungsbild beruht vielleicht auf postglazialem Ausstrahlen von zwei geographisch getrennten Diluvialrefugien (Italien/Sizilien und Balkan). |
| *Cirsium strictum* | Winddrift (Flugfrüchte)? Florenaustausch über die mittlere bzw. nördliche Adria zur Zeit der großen diluvialen Regressionen auf der Breite von Ancona — Zadar scheint möglich. |
| *Centaurea dissecta* | Winddrift (Flugfrüchte)? |
| *Centaurea ragusina* | Marine Verdriftung? |
| *Cardopatium corymbosum* | Samenverbreitung durch Vögel (Trotter 1912)? |
| *Anthemis peregrina* | Als Kulturfolger besonders verschleppungsgefährdet. |

Bei den zu anderen Familien gehörigen Spezies ist Winddrift als Verbreitungsursache in Einzelfällen ebenfalls leicht möglich, wie etwa bei *Orchis quadripunctata:* der Wind vermag Orchideensamen fast so leicht zu verbreiten wie Sporen. — Übrigens wurde vor nicht langer Zeit die im Orient weitverbreitete Orchidee *Zeuxine strateumatica* in Florida eingeschleppt. Man nimmt an, daß ihre staubfeinen Samen im Fell von Zeburindern von Asien nach Nordamerika gelangten (s. Lonsing 1964).

Eine einleuchtende Deutung des Verbreitungsbildes der Liliaceae *(Ornithogalum montanum, Asphodeline liburnica)* scheint mir schwierig. — Die Gräser sind als Kulturfolger (*Trisetum aureum,* nach Trotter 1912)

überaus verschleppungsgefährdet oder aber lassen aufgrund ihres Vorkommens in der Strandvegetation *(Phleum graecum)* eine marine Verdriftung durchaus möglich erscheinen. Das *Trisetum-aureum*-Vorkommen bei Marseille läßt auf Verschleppung schließen (Trotter 1912).

Das Areal des *Biarum tenuifolium* var. *typicum* (s. Abb. 32) läßt sich deuten als dreigeteiltes Glazialrefugium; vermutlich ist jedoch das heutige Subspezies-Areal eher als Folge einer Verbreitung von Samen durch beerenfressende Vögel aufzufassen (sprunghaftes Vorkommen im dinarischen Gebiet). Als zweigeteiltes Glazialrefugium lassen sich die Vorkommensräume der *Onobrychis echinata* auffassen.

Trotter (1912) betrachtet die Kulturfolger *Delphinium halteratum, Daucus broteri* (Ackerunkraut), *Anchusa hybrida* (Ackerunkraut) und *Salvia virgata* als besonders verschleppungsverdächtig. Die Früchte der *Daucus*-Arten besitzen Haftvorrichtungen, die sie befähigen, sich an Wolle und Tierhaaren festzuklammern.

Verschleppungsgefährdet sind grundsätzlich alle Arten, die mit Kulturpflanzen auf Feldern zusammen vorkommen und daher leicht mit Saatgut oder Erntegut verfrachtet werden können *(Daucus broteri, Anthemis peregrina, Phleum graecum)*. Zu dieser Pflanzengruppe gehört ebenfalls *Vicia leucantha*; ich halte ein Verschleppen reifer Wickenfrüchte mit Getreide, Streu, Holz o. ä. für die Ursache der in schmaler Zone über die Adriainseln nach Osten gerichteten Arealausstrahlung (s. Abb. 33).

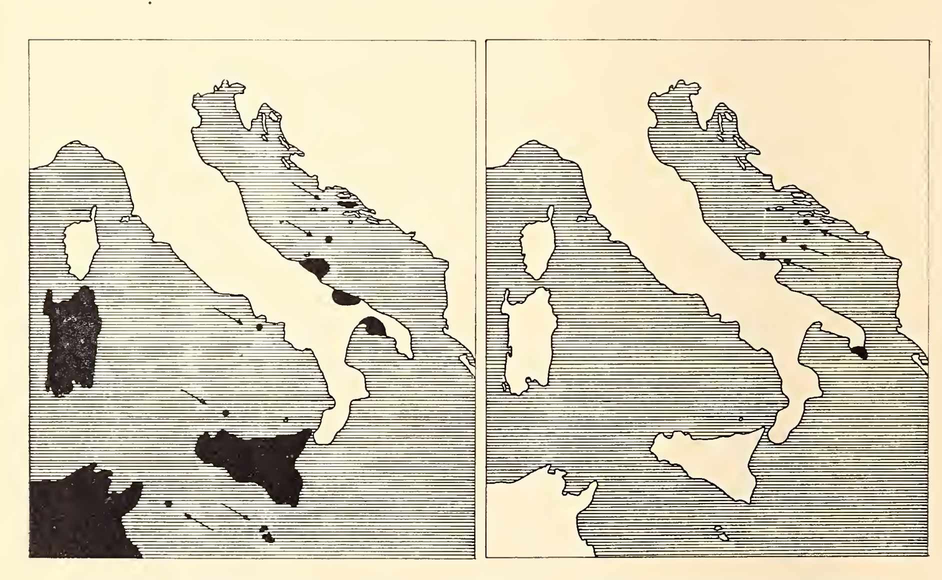


Abb. 33. Verbreitung von *Vicia leucantha* Biv. (nach Angaben verschiedener Autoren).

Abb. 34. Verbreitung von *Alyssum leucadeum* Guss. (nach Angaben verschiedener Autoren).

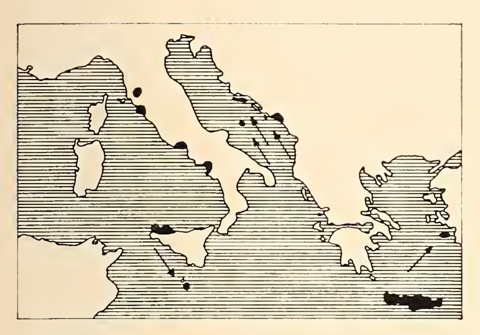


Abb. 35. Verbreitung von *Convolvulus cneorum* L. (nach Angaben verschiedener Autoren).

Das Vorkommen von *Alyssum leucadeum* in der Terra d'Otranto (s. Abb. 34) fordert geradezu die Annahme mariner (= hydrochorer, vgl. Palmén 1944) oder anemohydrochorer Ausbreitung aus dem Raum der süd-adriatischen Inseln heraus. Die sommerlichen Winde und die Oberflächen-strömungen der südlichen Adria gestatten diese Annahme (vgl. Abb. 36).

Das disjunkte Areal des *Convolvulus cneorum* im tyrrhenischen Verbreitungsgebiet (s. Abb. 35) deutet nicht auf alte Landzusammenhänge hin, sondern ist eher ein Zeichen engen ökologischen Gebundenseins (kalkliebende Pflanze!); es darf ferner als Hinweis auf möglicherweise erfolgte Verschleppung (von Rhizomstücken?) gedeutet werden. Bereits Beguinot (1910) sucht das Areal des *Convolvulus cneorum* auf erfolgte Verschleppung zurückzuführen.

Der Außenposten der *Vicia barbazitae* auf Korsika (1000 bis 1200 m Meereshöhe) läßt zwei Erklärungen zu: Möglicherweise wird hier offenbar, daß die Art einst ein weiter nach Westen reichendes Areal besaß (Verbreitungszentrum heute: Apenninhalbinsel); es kann sich jedoch ebenso gut um eine auf Korsika eingeschleppte Form handeln (s. Trotter 1912).

Bei *Glycyrrhiza echinata* denkt Trotter an eine Verbreitung der Samen durch Vögel; eine entsprechende Deutung führt Beguinot zur Erklärung des disjunkten Areals von *Dorygnium hirsutum* var. *glabrum* an.

Früchte des gemeinen Seidelbasts, *Daphne mezereum,* werden gern von Vögeln (z. B. Rotkehlchen) gefressen. Ich halte daher die Verbreitung der mediterranen *Daphne collina* durch Vögel für möglich.

Bei *Verbascum garganicum* legt das Verbreitungsbild an sich (Vorposten am M. Kom / Montenegro) den Gedanken einer Verschleppung nach Osten nahe.

Sicherlich sind in manchen Fällen ganze Pflanzen, lebende Pflanzenteile, Früchte oder Samen mit Holz, Erde oder Getreidetransporten über die Adria gewandert, wie es Lindroth (1957) in einer Reihe von Fällen nachweisen konnte für solche (vor allem Käfer-)Arten, die heute England und Teilen Nordamerikas gemeinsam sind[1]). Hierbei sind wiederum solche Arten besonders gefährdet, die in niederen Höhenlagen und in der landwirtschaftlichen Anbauzone vorkommen. Schließlich ist es allen Arten, die

[1]) Sog. amphiatlantische Arten.

noch heute auf der Höhe von Ancona vorkommen, möglich gewesen, zur Zeit der großen Regressionen (Diluvium), ohne eine eigentliche Brücke, über die trockengefallene nördliche Adria dinarisches Gebiet oder umgekehrt aus dem Raum von Zadar apenninisches Gebiet zu erreichen. In jedem Fall dürften auch die verhältnismäßig schmalen Sunde im Gebiet Gargano — Split / Dubrovnik während der Regressionen für die meisten „transadriatischen" Arten leicht zu überwinden gewesen sein.

Anemochore, hydrochore, anemohydrochore Verbreitung, anthropogene Verschleppung und Umwanderung der Adria im Gebiet Ancona — Zadar während der Regressionen, Verbreitung durch Vögel und schließlich postglaziales Ausstrahlen aus einem apenninischen und einem balkanischen Glazialrefugium gleichzeitig können das auf die südlichen Provinzen dieser Halbinseln beschränkte Vorkommen der sogenannten transadriatischen Arten verursacht haben. Spekulationen über eine Palagruža-Brücke, die durch transadriatische Florenelemente unter Beweis gestellt werden kann, sind gegenstandslos, weil viele andere, näherliegende Gründe Anlaß des gegenwärtigen Verbreitungsbildes der transadriatischen Arten gewesen sein können. In jedem Falle reichen die natürlichen Verbreitungsmöglichkeiten der transadriatischen (besser: amphiadriatischen) Florenelemente nach meinem Ermessen aus, um die Adria im Bereich der süd-adriatischen Inselkette — ohne Festlandverbindung — von Küste zu Küste zu überwinden.

## VI. Diskussion

Die Hypothese Staches (1876), Palagruža (= Pelagosa) sei „... ein Stück der versunkenen Meeresküste, welche das einstige adriatische Festland der älteren Neogenzeit, auf dem das Karstplateau von Apulien mit dem großen istrodalmatischen Kreideland noch verbunden war, begrenzt, und welche in der Richtung von Stagno gegen Lagosta und über Pelagosa und die Tremiti hinaus sich gegen das Gebiet von Tarent erstreckt", übt bis heute auf Faunisten und Floristen eine große Anziehungskraft aus.

### Das Adriaproblem bei Tier- und Pflanzengruppen

a) *Landschnecken*

Kobelt macht 1879 darauf aufmerksam, daß dem Südhang des Gargano die Charakterschnecken des Apennin *(Iberus, Campylaea planospira, Retinella olivetorum)* fehlen und seine Molluskenfauna deshalb „... eher einen dalmatinischen als einen apenninischen Charakter habe ...". Kobelt sieht im Gargano eine vom Apennin unabhängige Insel älterer Bildung; er hält es einerseits für sehr wahrscheinlich, daß das Gargano-Vorgebirge ein Horst des niedergebrochenen südadriatischen Festlandes, ein Teil Dalmatiens also, sei, unterstreicht andererseits jedoch, daß diese Annahme bei Zugrundelegen des damaligen Wissens über die Molluskenfauna nicht bewiesen werden könne. Kobelt, der in vielen älteren Arbeiten nächst Stache als Autorität für eine gargano-dalmatische Landbrücke und eine dalmatini-

sche Molluskenfauna des Monte Gargano zitiert wird, betont 1898, daß die Molluskenfaunen Süditaliens und Süddalmatiens oder Korfus so deutlich unterschieden seien, daß eine Landverbindung nur in sehr früher Zeit angenommen werden könne. Diese Verbindung folgert Kobelt aus dem Vorkommen zahlreicher Pflanzenarten, die Süditalien mit Griechenland, jedoch nicht mit Oberitalien gemeinsam sind.

Bei Landschnecken ist die Vagilität auf ein Minimum beschränkt. Viele Arten sind darüber hinaus ökologisch eng gebunden (stenök). Für biogeographische, faunengeschichtliche Untersuchungen sind Schnecken somit offenbar vortrefflich geeignet.

Die Feststellung Rensch (1934), in der *Delima fulcrata niethammeri* als neu entdeckter Transadriat hervorgehoben wird (*fulcrata*-Rassenkreis bisher lediglich von Süddalmatien bekannt), wurde durch neueste vergleichende Untersuchungen — im Rahmen der Determination meiner im Gargano-Gebiet gesammelten Schnecken — durch Brandt, Forcart und Zilch widerlegt: es ergab sich übereinstimmend, daß *niethammeri* keine Rasse von *fulcrata* ist, sondern zu *gibbula* gehört (vgl. Forcart 1965, p. 119 f). *Delima gibbula* besiedelt Inseln der südadriatischen Schwelle. Ihr Artareal erstreckt sich jedoch auf jugoslawischer Seite so weit nordwärts, daß ein Umwandern der Adria im Norden in Erwägung gezogen werden muß. Stark variierende und einander nahestehende Arten erschweren, wie das Beispiel *Delima fulcrata* — *Delima gibbula* zeigt, die Determination und damit die Urteilsfindung in zoogeographischen Fragen außerordentlich.

Als weiterer Unsicherheitsfaktor kommt für viele Gebiete mangelhafte Kenntnis der Lokalfaunen hinzu (Nachweislücken): es entstehen ungenaue Vorstellungen vom Areal einer bestimmten Spezies oder Subspezies, wodurch alle weiteren Aussagen fraglich werden. Leider sind bis heute erst die Klassen Aves und — wenigstens teilweise — Mammalia so weit erforscht, daß Fehlschlüsse durch mangelhafte faunistische Angaben nicht zu befürchten sind.

Verglichen mit den von Jaeckel, Klemm und Meise (1956/57) für Dalmatien aufgeführten 272 Landschneckenarten ist ein Anteil von 7 (8) Nordbalkanarten, die auch auf der italienischen Halbinsel (vorwiegend im Gargano-Gebiet) vorkommen — wovon ich wiederum nur 4 (5) als positive Transadriaten ansehe (*Delima laevissima, D. gibbula, D. stigmatica* und *Lindholmia corcyrensis*, ferner u. U. *Medora almissana*) —, außerordentlich wenig. (Es versteht sich von selbst, daß omnimediterrane oder noch weiter verbreitete Arten unberücksichtigt bleiben.)

Ältere Literaturangaben zur Systematik und Zoogeographie der italienischen Molluskenfauna genügen modernen systematischen Anforderungen nicht mehr, da man teilweise in der Aufsplitterung so weit gegangen war, jede einzelne Population mit besonderen Schaleneigenschaften als Arten zu beschreiben. Forcart, der soeben die Molluskenfauna von Apulien, Basilikata und Kalabrien revidiert hat, hatte zunächst vor der Aufgabe gestanden, einen genauen Überblick über die Variationsbreite etc. der einzelnen Arten zu gewinnen, da entsprechende Unterlagen bisher fehlten.

*Delima st. maritima*, eine albanische Schnecke (Verbreitungskarte Abb. 27), die Degner 1925 im Hafenbezirk von Brindisi fand und die innerhalb der nächsten 30 Jahre keine nennenswerte Arealausweitung erfuhr,

wird von verschiedenen Autoren als eingeschleppte Form betrachtet. Den gleichen Verdacht hegt Paget (1962) gegenüber der in drei Exemplaren im Gargano nahe der Küste gefundenen südbalkanischen *Lindholmia corcyrensis* (Verbreitungskarte Abb. 29): trotz zahlreicher früherer Sammlungen war diese große Schnecke (Fam.: Helicidae) vorher im Gargano nie nachgewiesen worden.

Die Meinung, Landschnecken seien sehr schwer zu verschleppen und am wenigsten den Anforderungen einer Verdriftung (hydrochoren Verbreitung) gewachsen, herrschte lange Zeit vor. Dammerman (1948) entkräftet diese Argumente durch eine wichtige Feststellung: der Landschneckenbestand der 1883 durch einen Vulkanausbruch vernichteten Krakatau-Inselgruppe (Sundastraße) wuchs auf der Insel Rakata von zwei Arten im Untersuchungsjahr 1908 auf fünf Arten 1921 bzw. auf neun Arten im Jahre 1933. 0, 4 bzw. 5 Spezies zeigen den Artenzuwachs auf Verlaten Island und 2, 6 bzw. 12 Arten den der Krak-Gruppe, die ebenfalls zu Krakatau gehört. Der Artenbestand vor der Katastrophe ist nicht bekannt. Nach dem Vulkanausbruch steht Krakatau erst seit 1908 unter wissenschaftlicher Kontrolle. Die Küste von Java ist 41 km entfernt; die Küste Sumatras über dazwischenliegende Inseln mit Krakatau verbunden. Die meisten nach 1908 auf Krakatau erfolgten (Wieder-)Besiedlungen durch Mollusken sind vermutlich auf Verdriftung (mittels Treibgutes) zurückzuführen. Am 11. August 1930 wurde eine neue Insel, Anak Krakatau IV, landfest; sie besitzt bis 1933 zwar noch keine eigene Molluskenfauna, jedoch 4 Araneae und 2 Coleoptera, deren eine Art *(Anthicus oceanicus)* im Gargano einen transadriatischen Artverwandten in *Anthicus funebris* besitzt.

Die folgenden fünf Schneckenarten sammelte ich auf der Adria-Insel Kopište vom Erdboden, von Pflanzen und unter Steinen in unmittelbarer Nähe der Stelle, an der eine Bootsbesatzung von Vela Luka (Hafenort im Westen von Korčula) die Bodendecke abplaggte und mehrere Kubikmeter Erdreich sowie frisch geschlagene Kiefernstämme und Kiefernäste (Brennmaterial) auf ihr motorgetriebenes Boot verlud: *Eobania vermiculata* (O. F. Müll.), *Trochoidea pyramidata* (Drap.), *Delima crenulata* Rssm., *Delima robusta* (K.), *Chondrula tridens* (O. F. Müll.). *Eobania vermiculata* sammelte ich ebenfalls auf Korčula. Die erwähnten Arten konnten mit Erde und Rohhumus des Pinuswäldchens von Kopište nach Korčula verschleppt werden; einen Nachweis hierfür habe ich jedoch nicht erbracht: die bereits verladene Erde wurde nicht nach dergestalt verfrachteten Exemplaren durchsucht. Wegen Paßschwierigkeiten (Nähe militärischer Stützpunkte) mußte auch ein Begleiten der Ladung und ein Absammeln der auf Korčula gelöschten Erde unterbleiben.

Von 18 auf südwestenglischen ehemaligen Ballastentnahmeplätzen (Kiesgruben, Lehmgruben etc.) gesammelten Spezies schalentragender Landschnecken kommen 10 in Nordamerika bzw. auf Neufundland vor; 9 Arten hiervon gelten als eingeschleppt in der Neuen Welt, 1 als indigen.

Unter den nach Amerika eingeschleppten Formen befindet sich eine *Monacha*-Art *(Monacha [Theba] cantiana Mont.)*. Das bedeutet, daß auch die transadriatische *Monacha parumcincta* durchaus in der Lage ist, mit Erde o. ä. verfrachtet zu werden.

Schnecken werden vermutlich meist mit Erde oder Pflanzenteilen verschleppt. Daneben kommt als Besiedlungsart vorwiegend Verdriftung (hydrochore Verschleppung) in Frage, die Dammerman für die Besiedlung der Krakatau-Inseln als besonders wichtig erachtet. Doch sind anderen Ortes Fälle bekannt, in denen Mollusken bzw. deren Eier an Füßen, Schnabel und Federn von Vögeln verschleppt worden sind (Thienemann 1950).

Wendet man ein Punktsystem an, um — unter Berücksichtigung spezifischer Eigenschaften wie Lebensraum, vertikale Verbreitung, geographische Verbreitung etc. — den Grad der Wahrscheinlichkeit erfolgter Verschleppungen für jede einzelne Art zu ermitteln, so ergibt sich folgende

Bewertung der Voraussetzungen für eine rezent erfolgte Verschleppung bei transadriatischen Schnecken[1])

| Art | Vork | vert Verbr | +/— | hist | geo | ök | tax | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. *Medora almissana*, Clausil. | ca. 15 | 20 | pos | — | — | — | — | ca. 35 |
| 2. *Delima laevissima*, Clausil. | 10-15 | 15 | pos | — | — | — | — | 25-30 |
| 3. *Delima gibbula*, Clausil. | 20 | 20 | pos | — | — | — | — | 40 |
| 4. *Delima stigmatica maritima*, Clausil | 20 | 20 | pos | 20 | 20 | 20 | 20 | 100 |
| 5. *Vitrina bonelli*, Vitrin. | ca. 5 | ca. 5 | neutr | — | — | — | — | 10 |
| 6. *Monacha parumcincta*, Helic. | 10-15 | 20 | neutr | — | — | — | — | 30-35 |
| 7. *Lindholmia corcyrensis*, Helic. | 20 | 20 | pos | 20? | 20 | — | — | 60-80 |
| 8. *Cochlostoma gracile*, Cycloph. | 5 | 5 | neutr | — | — | — | — | 10 |

[1]) Bedeutung der in der Tabelle verwandten Abkürzungen:
Vork = Vorkommen, Lebensraum
vert Verbr = vertikale Verbreitung
+/— = positives, negatives, neutrales Areal im Hinblick auf die transadriatische Verbreitung
hist = historisches
geo = geographisches
ök = ökologisches
tax = taxonomisches
(hist, geo, ök, tax: Kriterium für eingeschleppte Arten)

Zur Bedeutung dieser Termini und zur Bewertung nach Punkten s. Diskussion der transadriatischen Pflanzen, S. 216—218.

Entsprechend den auf Seite 216—218 erörterten Kriterien dürfen solche Arten mit hoher Wahrscheinlichkeit als eingeschleppt während der rezenten Klimaperiode gelten, die 35 und mehr Punkte erreichen. Ebenso wie für montane Pflanzen gilt jedoch sinngemäß auch für Schnecken, die heute Gebiete oberhalb der mediterranen Vegetationsstufe (etwa die Bergwaldstufe) bewohnen, daß sie im Klima der diluvialen Kaltzeiten niedrigere Höhenlagen besiedelten. Sie waren daher der See näher und Verdriftung (vielleicht auch Verschleppung) mehr als heute ausgesetzt. Sie besaßen ferner ein (weniger oder) nicht isoliertes Verbreitungsgebiet in dem auch in tieferen Lagen von atlantisch-gemäßigter Vegetation eingenommenen Italien. Hieraus ergibt sich die Vermutung, daß sich ihr transadriatisch anmutender Siedlungsraum sekundär entwickelte, als der postglaziale Klimacharakter und die mit ihm mediterran-xerophil werdende Vegetation solche Schnecken auf reliktäre Biozönosen höherer Lagen beschränkte.

*Delima stigmatica maritima* und *Lindholmia corcyrensis* sind, nach meinem Dafürhalten, als rezent eingeschleppte Arten zu werten (sie erreichen 100 bzw. 60—80 Punkte). — *Medora almissana* kann, infolge fehlender Bestätigung des Vorkommens vom Gargano, nur mit Vorbehalt bewertet werden. Nach der erreichten Punktzahl von 35 ist die Art verschleppungsverdächtig. — *Delima gibbula* mit ihren im mittleren und südlichen Italien offenbar versprengten Populationen darf als eine Art angesehen werden, deren Verbreitung noch lange nach der Eiszeit (ca. 7500 v. Chr.), vielleicht sogar — entsprechend den früher weiter verbreiteten Laubwäldern — noch in historischer Zeit über ein ausgeglicheneres zirkumadriatisches Areal verfügte. Immerhin lebt diese Schnecke im Gargano und auf den Adria-Inseln in oft recht kleinwüchsigen Populationen unter den dürftigsten Verhältnissen. Ausgangspunkt der südadriatischen Inselpopulationen dürfte eine Vielzahl einzelner Verschleppungen der in Meeresnähe an Gartenmauern, unter Blattwerk und in der Humusschicht lebenden Küstenpopulationen sein. *D. gibbula* hat mithin ihr annähernd transadriatisches Areal durch eine spät- und postglaziale Umwanderung der Adria im Norden erreicht (Zirkumadriat) und konnte, offenbar durch eine Reihe von postglazialen und rezenten Verschleppungen, einige südadriatische Inseln besiedeln (Transadriat[1]). — Umwandern der Adria im Norden und sozusagen Glazialreliktcharakter im Süden zeichnen in besonderem Maße *Monacha parumcincta aus* (s. Abb. 30). Sie ist als Zirkumadriat anzusehen: die küstennahen dalmatinischen Inseln und die Tremiti-Gruppe konnten noch zu Ende des Würmglazials vom Festland über eustatisch trockengefallenen Adriaboden erreicht werden. — *Delima laevissima* erreicht nach den mitgeteilten Daten über horizontale und vertikale Verbreitung nicht die für

---

[1]) *D. gibbula* wurde nicht (wie in Witte, 1964, Diss., Univ. Bonn, angegeben) auf Kopište und Lastovo gefunden. Es handelt sich bei den a. a. O. besprochenen Exemplaren vielmehr um *D. crenulata* Rssm. und um eine insuläre Zwergform von *D. robusta* (K.) (W. Klemm sowie S. Jaeckel, briefl.).

rezente Einwanderer von mir für erforderlich gehaltene Punktzahl. Die Wahrscheinlichkeit einer Einschleppung ist daher wesentlich geringer. Vermutlich erreichte *Delima laevissima* von Osten kommend den Gargano während des Abklingens der letzten Eiszeit (Würm), d. h. vor ca. 10 000 bis 20 000 Jahren (passive Verbreitung?). — Die ost- und westadriatischen Populationen der *Vitrina bonelli* differenzierten sich, vermutlich seit der Würmeiszeit, subspezifisch (während des Würm standen beide Teilareale vermutlich miteinander in Verbindung; es bestand kein Grund zur Aufspaltung in verschiedene Rassen). Andererseits läßt sich folgende Auffassung vertreten: die Identität der rezent geographisch isolierten mittel- und süditalienischen Populationen spricht für eine Trennung seit Würmausgang; die subspezifische Differenzierung apenninischer und dinarischer Populationen müßte demnach auf einer älteren Trennung (etwa seit Rißausgang) beruhen. — *Cochlostoma gracile* verhält sich der vorgenannten Spezies entsprechend: montaner Lebensraum (700—1000 m) und subspezifische Differenzierung der apenninischen und der dinarischen Population lassen auf eine spät- bzw. nacheiszeitliche subspezifische Differenzierung schließen, die auf isolierten, reliktär gewordenen Lebensräumen beruht.

Landschnecken sind, wie die Angaben Dammermans lehren, durchaus in der Lage, I n s e l n neu zu besiedeln. Außer dem Wissen um die passiven Verschleppungsmöglichkeiten von Schnecken verbieten die bisherigen (teilweise noch mangelhaften) Kenntnisse um die Molluskenfauna Süditaliens entscheidende Aussagen zum Transadriaten-Problem.

b) *Pflanzen*

Nächst den Molluskenforschern beschäftigen sich die Pflanzengeographen schon lange mit dem Problem der transadriatischen Verbreitung verschiedener Spezies. Beck v. Managetta (1901) vermutet eine Verbindung der Balkanländer mit Unteritalien bereits im Eozän. Reste dieser Brücke seien die Inseln der Adriatischen Schwelle. Der adriatische Festlandkomplex sei, so meint Beck, gleichzeitig mit dem Aufsteigen von Apennin und Dinariden ins Meer gesunken. Unter Umständen habe außerdem eine Verbindung Apuliens mit den Ionischen Inseln über die Straße von Otranto bestanden.

Pančić (zitiert nach Beck. v. Managetta) sieht zwei Erklärungsmöglichkeiten für das Vorkommen spezifisch gleicher illyrischer Hochgebirgspflanzen in Mittel- und Süditalien: 1. Es kann Einwanderung über eine gebirgige Landbrücke von Dalmatien her stattgefunden haben. 2. Ein älteres, einheitliches Florengebiet kann durch Einbruch des Adriabeckens zerstört worden sein, so daß Vertreter derselben Arten auf beiden Halbinseln zurückblieben und sich infolge Isolation subspezifisch zu differenzieren vermochten.

Nicotra (1915, 1916, zit. nach Beguinot) sucht die floristischen Analogien beider Adria-Gestade ausschließlich durch eine transadriatische Brücke zu erklären.

Trotter (1917) legt aufgrund eigener pflanzengeographischer Untersuchungen (1912) und im Hinblick auf Beguinots Arbeit (1917) die Gründe für seine kritische, ablehnende Haltung gegenüber der Landbrücken-Hypothese dar: für ein solches Festland gebe es keinerlei Beweise.

Markgraf (1927) endlich schließt sich den Argumenten derer an, die eine Gargano-Brücke bzw. eine adriatische Landmasse anstelle der nördlichen Adria ablehnen, weil die hierfür heranzuziehenden Inseln Ablagerungen eines tiefen Meeres noch aus dem Pliozän (Tellini 1890) aufweisen, also zur Zeit des angeblichen Bestehens dieser Brücke untergetaucht gewesen sein müssen.

Trotter (1912) beschränkt sich bei seiner pflanzengeographischen Analyse nicht auf Transadriaten im engeren Sinne, sondern führt auch solche amphiadriatischen Arten an, die nur in Oberitalien oder auf den tyrrhenischen Inseln, nicht aber auf der Apenninhalbinsel vorkommen. Wenn ich diese, meiner Definition transadriatischer Spezies nicht entsprechenden Formen eliminiere, verbleiben 45 transadriatische Arten.

Sicherlich verdanken einige dieser Transadriaten im engen Sinne ihre heutige Verbreitung dem Menschen: sie können mit Schiffs- oder Bootsladungen von SO-Europa zum Gargano bzw. von S-Italien nach SO-Europa verschleppt worden sein. Zweifellos vermochte die eine oder andere Art mit eigenen Mitteln ihr ursprünglich westmediterranes oder ostmediterranes Areal zum transadriatischen zu erweitern. Hierbei mögen die Inseln zwischen Gargano und Dalmatien als Schrittsteine gedient haben. Wir dürfen auch annehmen, daß einige Glazialrelikte in den wenigen verbleibenden süd- und mittelitalienischen Bergwäldern bis heute überdauerten und zu „Trans"-Adriaten erhoben wurden. Ob ein Glazialrelikt vorliegt oder eine eingeschleppte oder eingewanderte Form, ist — von Ausnahmen abgesehen, deren Ausbreitung sich vor unseren Augen abspielt — kaum zu rekonstruieren. Lindroth (1957) nennt fünf Kriterien, die im Einzelfall das Erkennen eingeschleppter Arten in hohem Maße wahrscheinlich machen:

## Das Erkennen verschleppter Formen

1. Das historische Kriterium:

Wenn sich nachweisen läßt, wann eine Art zum ersten Male aufgetreten ist, kann im allgemeinen genau angegeben werden, ob es sich um Zuwanderung oder Einschleppung handelt. So kann der Kartoffelkäfer erst nach dem Einbürgern seiner Wirtspflanze in Europa heimisch geworden sein. — Zwischen der ersten Besiedlung und der ausgeglichenen Verbreitung einer solchen eingeschleppten Art liegt oft eine Periode stürmischer Ausbreitung.

2. Das geographische Kriterium:

Lindroth nennt die Verbreitung einer eingeschleppten Art häufig „unreif": das Areal ist ± eingeschränkt, erstreckt sich gewöhnlich auf einen Küstenstrich; es ist „unnatürlich" in dem Sinne, als seine Grenzen nicht durch äußere Faktoren wie Klima, Boden, Vegetation etc. erklärt werden können. Hierher gehören Arten, die, obwohl sonst nicht küstengebunden, in dem fraglichen Neuansiedlungsgebiet lediglich in Küstennähe auftreten.

3. Das ökologische Kriterium:

Die vom Menschen geschaffene Kulturlandschaft ist häufig Lebensraum fremder Formen, deren Ökologie diesem — etwa trockengelegten oder entwaldeten — Gelände nicht entspricht. Die Beschränkung auf solche, der jeweiligen Art nicht gemäßen Lebensräume läßt den Schluß zu, daß die Population eingeschleppt wurde und natürliche Hindernisse noch nicht zu überwinden vermochte, die sie von den ihr gemäßen Biotopen trennen (Faktor Zeit!).

4. Das biologische Kriterium:

Die Lebensweise einer Art läßt unter Umständen ebenfalls Schlüsse zu, welche die Art mit Sicherheit als indigen oder aber eingeschleppt erkennen lassen. Da beispielsweise der monophage Kartoffelkäfer ohne seine Wirtspflanze in Europa keine Nahrungsgrundlage besitzt, kann er hier nicht indigen sein.

5. Das taxonomische Kriterium:

Dieses Kriterium trifft für solche Arten zu, die in einem Untersuchungsgebiet teilweise indigen sind, zum anderen Teil jedoch eingeschleppt. In gewissen Fällen sind beide Formen bzw. Populationen taxonomisch getrennt. In solchen Fällen ist die eingewanderte Form und deren Herkunft leicht festzustellen. — Doch auch beim Vergleich zweier heute getrennter Populationen läßt der Grad der taxonomischen Verschiedenheit zum wenigsten Schlüsse auf das Alter der Trennung zu.

Erweitert man diese Kriterien um einige andere, die Standort, vertikale Verbreitung, gemeinsames Vorkommen mit Kulturpflanzen, Art der Verbreitung der Früchte bzw. Samen, erwiesene Verschleppungen derselben Art oder Gattung etc. berücksichtigen, so kann man mit Hilfe eines Punktsystems den Wahrscheinlichkeitsgrad einer Verschleppung unter rezenten Bedingungen annähernd erfassen. Durch diese Punktbewertung lassen sich eine Reihe von Arten mit hoher Wahrscheinlichkeit als nicht autochthon bzw. nicht über einer Festlandbrücke eingewandert erkennen. Solche (etwa montanen) Arten, deren Verschleppung mit Schiffsladungen heute unwahrscheinlich ist, die aber während der Glazialzeiten in entsprechend niedrigeren Höhen verbreitet waren, konnten im Eiszeitklima leicht (durch Drift) andere Küsten erreichen, zumal durch Spiegelabsenkung Festland und Inseln an Umfang zugenommen hatten und die Breite der zwischengeschalteten Meeresstraßen merklich geringer als heute war. Damit ist gesagt, daß sich montane Formen überwiegend in Glazialzeiten, litorale, mediterrane und Karstformen hingegen vorzugsweise im rezenten (sommertrockenen) Klima, zwischeneiszeitlich oder bereits im Tertiär verbreitet haben können.

## Aufschlüsselung des Punktsystems

Standort bzw. Lebensraum:

| | |
|---|---|
| Äcker, Strandfelsen, Strandnähe u. ä. | 20 Punkte |
| Weiden, Wiesen, Triften, Gebüsche, Hecken | 15 Punkte |
| Macchien, Felstriften | 10 Punkte |
| Wälder, feuchte Wiesen und Weiden, schattige Felslagen | 5 Punkte |

Höhenlage:

| | |
|---|---|
| Strand- bis Hügelregion | 20 Punkte |
| Hügel- bis Submontanregion | 15 Punkte |
| Submontan- bis Montanregion | 10 Punkte |
| Montan- bis Subalpinregion | 5 Punkte |
| Subalpin- bis Alpinregion | 0 Punkte |

Normale Verbreitung der Früchte und Samen:

| | |
|---|---|
| durch Vögel möglich | 20 Punkte |
| Früchte mit besonderen Flugapparaten | 15 Punkte |
| Früchte mit besonderen Haftorganen | 10 Punkte |
| Ausgesprochener Kulturfolger, Ackerunkraut | 20 Punkte |
| Zutreffen eines der 5 Lindrothschen Kriterien | 20 Punkte |

Erreicht eine Art 35 und mehr Punkte, so erscheinen mir die Voraussetzungen für eine anthropogene Verschleppung oder eine Verdriftung (Wasser- oder Winddrift) etc. im rezenten Klima in einem solchen Ausmaß gegeben, daß eine Verschleppung vorausgesetzt werden darf. Während des Diluviums eingeschleppte oder angetriebene sowie reliktär gewordene Elemente lassen sich mit dieser Methode kaum erfassen. Da die Datierung der fraglichen Südadriabrücke bzw. der Südadriabrücken zwischen Mindeleiszeit und oberem Miozän, ja, teilweise noch darüber hinaus zwischen Würmeiszeit und Eozän schwankt, könnten theoretisch die montanen Formen ebensogut wie die Tiefland- und Hügelformen zur entsprechenden Zeit und im entsprechenden Klima den Weg von Küste zu Küste gefunden haben.

Bewertung der Voraussetzungen für eine rezent erfolgte Verschleppung bei transadriatischen Pflanzen[1])

| Art | St | vert Verbr | Fr | Kf | Ver | +/− | geo | ök | tax | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. *Delphinium halteratum*, Ranunculaceae | 20 | 20 | — | 20 | — | pos | — | — | — | 60 |
| 2. *Potentilla de-tommasii*, Rosaceae | 15 | 10 | — | — | — | pos | — | — | — | 25 |
| 3. *Poterium garganicum*, Rosaceae | 15 | 10 | — | — | — | pos | — | — | — | 25 |
| 4. *Vicia barbazitae*, Papilionaceae | 5 | 10 | — | — | — | pos | 20 | — | — | 35 |
| 5. *Vicia leucantha*, Papilionaceae | 15 | 15 | — | 20 | — | pos | 20 | — | — | 70 |
| 6. *Trifolium mutabile*, Papilionaceae | 15 | 15 | — | — | — | pos | — | — | — | 30 |
| 7. *Onobrychis echinata*, Papilionaceae | 15 | 15 | — | — | — | pos | — | — | — | 30 |
| 8. *Onobrychis aequidentata*, Papilionaceae | 15 | 15 | — | — | — | pos | — | — | — | 30 |
| 9. *Glycyrrhiza echinata*, Papilionaceae | 15 | 15 | 20 | — | — | pos | — | — | — | 50 |
| 10. *Dorygnium hirsutum glabrum*, Papilionaceae | ? | 15 | — | — | — | pos | 20 | — | 20 | >55 |
| 11. *Daphne collina*, Thymelaeaceae | 10 | 15 | 20 | — | — | pos | — | — | — | 45 |

[1]) Bedeutung der in der Tabelle verwandten Abkürzungen:
St = Standort
vert Verbr = vertikale Verbreitung
Fr = Art der Verbreitung der Früchte und Samen
Kf = Kulturfolger, Ackerunkraut
Ver = Verschleppung der Art anderorts nachgewiesen
+/— = positives, negatives, neutrales Areal im Hinblick auf die transadriatische Verbreitung
geo = geographisches
ök = ökologisches
tax = taxonomisches
(geo, ök, tax:) Kriterium für eingeschleppte Arten

| Art | St | vert Verbr | Fr | Kf | Ver | +/— | geo | ök | tax | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 12. *Arabis albida*, Cruciferae | 5 | 10 | — | — | — | pos | — | — | — | 15 |
| 13. *Alyssum leucadeum*, Cruciferae | 20 | 20 | — | — | — | pos | 20 | — | — | 60 |
| 14. *Viola gracilis*, Violaceae | 15 | 10 | — | — | — | pos | — | — | — | 25 |
| 15. *Viola dehnhardtii*, Violaceae | 5 | 15 | — | — | — | neutr | — | — | — | 20 |
| 16. *Hypericum barbatum*, Guttiferae | 5 | 5 | — | — | — | neutr | — | — | — | 10 |
| 17. *Geranium brutium*, Geraniaceae | 15 | 10 | — | — | — | gos | — | — | — | 25 |
| 18. *Hippomarathrum cristatum*, Umbelliferae | 15 | 20 | — | — | — | neutr | — | — | — | 35 |
| 19. *Daucus broteri*, Umbelliferae | 20 | 15 | 20 | 20 | — | pos | — | — | — | 75 |
| 20. *Laserpitium garganicum*, Umbelliferae | 5 | 10 | — | — | — | pos | — | — | — | 15 |
| 21. *Pimpinella anisoides*, Umbelliferae | 10 | 15 | — | — | — | neutr | — | — | — | 35 |
| 22. *Euphorbia biglandulosa*, Euphorbiaceae | 15 | 15 | — | — | — | pos | — | — | — | 30 |
| 23. *Convolvulus cneorum*, Convolvulaceae | 20 | 20 | — | — | — | neutr | 20 | 20 | — | 80 |
| 24. *Anchusa hybrida*, Boraginaceae | 20 | 15 | — | 20 | — | pos | — | — | — | 55 |
| 25. *Satureja suaveolens*, Labiatae | 15 | 5 | — | — | — | pos | — | — | — | 20 |
| 26. *Salvia virgata*, Labiatae | 20 | 15 | — | 20 | — | pos | — | — | — | 55 |
| 27. *Verbascum garganicum*, Scrophulariaceae | 20 | 20 | — | — | — | pos | — | — | — | 40 |
| 28. *Verbascum longifolium*, Scrophulariaceae | 15 | 5 | — | — | — | neutr | — | — | — | 20 |
| 29. *Asperula flaccida*, Rubiaceae | 15 | 15 | — | — | — | pos | — | — | — | 30 |
| 30. *Scabiosa crenata*, Dipsacaceae | 10 | 10 | — | — | — | pos | — | — | — | 20 |
| 31. *Scabiosa crenata dallaportae*, Dipsacaceae | 10 | 10 | — | — | — | pos | 20 | — | 20 | 60 |
| 32. *Hypochoeris cretensis*, Compositae | 5 | 5 | 15 | — | — | pos | — | — | — | 25 |
| 33. *Doronicum caucasium*, Compositae | 5 | 10 | 15 | — | — | pos | — | — | — | 30 |
| 34. *Cirsium strictum*, Compositae | 5 | 10 | 15 | — | — | neutr | — | — | — | 30 |
| 35. *Centaurea dissecta*, Compositae | 10 | 5 | 15 | — | — | pos | — | — | — | 30 |
| 36. *Centaurea ragusina*, Compositae | 20 | 20 | 15 | — | — | pos | 20 | — | — | 75 |
| 37. *Cardopatium corymbosum*, Compositae | 15 | 15 | 20 | — | — | pos | — | — | — | 50 |

| Art | St | vert Verbr | Fr | Kf | Ver | +/− | geo | ök | tax | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 38. *Anthemis peregrina*, Compositae | 20 | 20 | 15 | 20 | — | pos | — | — | — | 75 |
| 39. *Inula candida*, Compositae | 20 | 20 | 15 | 20 | 20 | pos | 20 | — | — | 115 |
| 40. *Ornithogalum montanum*, Liliaceae | 15 | 5 | — | — | — | pos | — | — | — | 20 |
| 41. *Asphodeline liburnica*, Liliaceae | 10 | 10 | — | — | — | pos | — | — | — | 20 |
| 42. *Gagea foliosa*, Liliaceae | 15 | 15 | — | — | — | neutr | — | — | — | 30 |
| 43. *Trisetum aureum*, Gramineae | 20 | 20 | — | 20 | — | pos | — | 20 | — | 80 |
| 44. *Phleum graecum*, Gramineae | 15 | 20 | — | — | — | pos | — | — | — | 35 |
| 45. *Orchis quadripunctata*, Orchidaceae | 15 | 20 | 20 | — | — | pos | — | — | — | 55 |
| 46. *Biarum tenuifolium*, Araceae | 15 | 10? | 20 | — | — | pos | — | — | — | ca. 45 |

Im rezenten Klima vermochten 23 Arten ihre transadriatische Verbreitung zu erreichen, ohne auf eine festländische Verbindung im Raume Gargano — Dalmatien angewiesen zu sein. Bei den verbleibenden 23 Formen ist eine über die Adria reichende Arealausweitung im rezenten Klima unwahrscheinlich. Da diese Arten, soweit sie heute Mittelgebirgslagen besiedeln, noch während der ausklingenden Würmeiszeit eine mesophile Laubwaldflora mit *Fagus* in der Ebene vorfanden, traten sie damals in tieferen Lagen auf, so daß hydrochore Verbreitung und eventuell bereits anthropogene Verschleppung leichter als heute erfolgen konnten. Für submontane und montane Arten, die heute im zentralen Apennin (Abruzzen etc.) oder im übrigen Mittelitalien vorkommen, ist ein noch späterer — zirkumadriatischer — Vorstoß um den Adrianordbogen denkbar: mit der Ausbreitung von Eichen-Hainbuchenwäldern im Adriabogen und in der Poebene ist nach Zoller in der zweiten Hälfte des Präboreals nach 7500 v. Chr. zu rechnen. Da derartige Umwanderungen des Adrianordbogens durch montane Formen in Kaltzeiten, durch mediterrane in Warmzeiten gegen Ende des Eiszeitalters durchaus möglich und wahrscheinlich sind, vermögen auch die verbleibenden Arten, die nachweislich nicht verschleppt wurden, keine Hinweise von grundsätzlichem Gewicht auf eine Adriabrücke zu Ende des Diluviums oder gar während des jüngeren Tertiärs zu geben. Ich bin daher der Auffassung, daß mit den Mitteln der Pflanzengeographie keine Lösung des Adria-Problems möglich ist.

c) *Käfer*

Einige Autoren untersuchten in den ersten Dezennien dieses Jahrhunderts die Coleopteren-Fauna im Bereich der mutmaßlichen Palagruža-

Brücke im Hinblick auf das Landbrücken-Problem. Cecconi (1908) hält die Evertebraten-Fauna der Tremiti-Gruppe für recht jung: erst während der letzten Phase des Quartiärs seien diese Inseln endgültig landfest geworden, worauf die Besiedlung von der italienischen Küste her einsetzte. Die wenigen dalmatinischen Arten, die auf den Tremiti leben, deutet Cecconi ohne Annahme einer festländischen Verbindung mit der Adria-Ostküste. Während des Miozäns, als die Tremiti-Inseln noch überflutet waren, stand nach Cecconi jedoch der Gargano mit Dalmatien in Verbindung; er war zu dieser Zeit vom Apennin getrennt.

Holdhaus (1911) nennt 46, davon 33 flügellose transadriatische Käferarten. Es handelt sich überwiegend um terrikole, gebirgsbewohnende Formen. Nur wenige ungeflügelte Käfer mit transadriatischer Verbreitung wurden bisher ausschließlich im Wald gefunden. Holdhaus vermutet daher, die Adriatisbrücke habe baumloses Karstland getragen. Da die meisten dieser transadriatischen Arten über eine beträchtliche vertikale Verbreitung im Gebirge verfügen, könne es sich nicht um wärmebedürftige Arten handeln, die etwa im Präglazial (oder in den Interglazialzeiten) auch nördlich der Po-Ebene vorkamen und die durch die Eiszeiten nach Süden abgedrängt worden sind (Holdhaus a. a. O.). — Die Verbreitung zahlreicher Tiere und Pflanzen, deren Wohngebiete sich quer über die Adria erstrecken, sowie verschiedene geologische Fakten bewogen Holdhaus 1929 erneut, die Existenz einer heute versunkenen Landbrücke herauszustellen. Diese soll in junger geologischer Vergangenheit den Monte Gargano mit Mitteldamatien verbunden haben.

In neuerer Zeit trat Gridelli (1950) für die Festland-These ein: danach legen 138 Käferarten Zeugnis ab über drei erdgeschichtlich und örtlich verschiedene Wanderwege im Raume der heutigen Adria.

Von diesen 138 Arten sind nur 29 Transadriaten im engeren Sinne (vgl. Definition Seite 166).

Gridelli rechnet mit einer pleistozänen transadriatischen Brücke. Diese tauchte während der Römischen Regression (Mindel-Glazial) im gargano-dalmatischen Raume auf und versank wieder im Tyrrhen (Mindel-Riß-Interglazial). Sie entstand demnach vor etwa 450 000 Jahren und bestand bis vor etwa 250 000 Jahren. Diese Brücke benutzten, so führt Gridelli sinngemäß aus, in beiden Richtungen zwei Käfergruppen als Wanderweg, nämlich

1. „Tyrrhenische Arten mit transadriatischer Verbreitung". Es handelt sich um 21 Käferarten, die, westlich der Adria ± weit verbreitet, tyrrhenischen Ursprungs sind und deren Verwandte im tyrrhenischen Raume leben. Sie kommen teilweise in der Apennin-Region Italiens vor und finden sich manchmal in Apulien, im Gargano und auf verschiedenen Inseln zwischen Gargano und Dalmatien. In wenigen Fällen kommen sie auch in den Küstenstrichen der Adria-Ostküste vor, unterscheiden sich dort aber in keiner Weise von den Populationen des italienischen Festlandes.

2. „Balkanische Arten mit transadriatischer Verbreitung." Gridelli kennt 8 Arten dieser Gruppe. Sie sind ± weit entlang der adriatischen Ostküste und in deren

Hinterland verbreitet. Ihr Ursprung und ihre Verwandtschaft sind balkanisch oder orientalisch. Im Apennin und im westmediterranen Raum fehlen sie, leben aber auf den Inseln der zentralen Adria und im Gargano, wo sie sich nicht von den Inselpopulationen und von den balkanischen Festlandpopulationen unterscheiden.

Die 109 verbleibenden transadriatischen Arten im weiteren Sinne unterteilt Gridelli in 4 Gruppen:

3. Eine Gruppe von 10 „transadriatischen Arten der nördlichen Paläo-Ägäis" hat ihren Ursprung nördlich des tertiären transägäischen Grabens. Diese Arten erscheinen an verschiedenen Punkten des Gargano-Vorgebirges, Apuliens und des Apennins. Die italienischen Populationen sind in 8 der 10 Fälle von den balkanischen subspezifisch unterschieden. — Zu dieser Gruppe gehören außerdem endemische italienische Arten, die sich von Vorfahren nordägäischer Herkunft ableiten.

4. Eine Gruppe von 19 „transionischen Arten der südlichen Paläo-Ägäis" hat ihren Ursprung südlich des tertiären transägäischen Grabens. Diese Arten treten an verschiedenen Orten Apuliens, des Apennin, Siziliens sowie im Gargano und auf den Tremiti-Inseln auf. Soweit heute bekannt, gehören die italienischen und die griechisch-albanischen Populationen in 10 Fällen zur gleichen und in 7 Fällen zu verschiedenen Rassen; in zwei Fällen bestehen Artunterschiede, doch sind die betreffenden Arten nahe miteinander verwandt.

5. Die Gruppe der „transionischen Arten des Paläo-Apennin" ist im apenninischen Italien weit verbreitet und erscheint an einigen Örtlichkeiten der Südägäis. Die ostadriatischen Populationen unterscheiden sich von den westadriatischen in einigen Fällen gar nicht, in den anderen Fällen subspezifisch. Eine Art aus dieser Gruppe *(Tentyria grossa)* tritt in W-Kreta auf.

6. Eine Gruppe von 33 Spezies nennt Gridelli allgemein „ägäische Arten". Es sind dies allesamt transadriatische bzw. transionische Arten, die östlich der Adria weiter verbreitet sind als auf der Apenninhalbinsel. Gridelli faßt sie als Arten ägäischen oder allgemein orientalischen Ursprungs auf. — Eine Art dieser Gruppe *(Podonta italica)* ist italienischer Endemit, doch östlicher Herkunft. Vier Arten scheinen zum pleistozänen Typ der „balkanischen Arten mit transadriatischer Verbreitung" zu gehören. Alle anderen Arten haben eine Verbreitung vom paläoägäischen Typ und entstammen vermutlich einesteils der nördlichen, anderenteils der südlichen Urägäis und haben sich sekundär in den anderen Teil des Ägäis-Festlandes ausgebreitet.

Die angenommene Existenz einer pleistozänen Landbrücke erklärt nicht die rezente geographische Verbreitung der Gruppen 3 bis 6, vor allem, weil ein wesentlich artenreicherer Wanderstrom von Ost nach West als in umgekehrter Richtung verlief. Diese letztgenannte Tatsache läßt auf unterschiedliche Umweltbedingungen im Balkan- und Apennin-Raum schließen. Gridelli benutzt die Annahme einer weiten Landverbindung zwischen Apulien einerseits und Südalbanien und Griechenland andererseits über die Straße von Otranto zur Deutung der Verbreitung der Gruppen 3 bis 6. Diese Brücke muß nach Gridelli vor dem Pleistozän bestanden haben, denn die Formen der Gruppen 3, 4, 5 und 6 unterscheiden sich häufig subspezifisch oder gar spezifisch in beiden Verbreitungsräumen voneinander, während die west- und ostadriatischen Populationen des pleistozänen Verbreitungstyps sich in den meisten Fällen gar nicht voneinander unterscheiden. Diese Überlegungen führen Gridelli dazu, die Gründe für die rezente transadriatische Verbreitung dieser Arten (Gruppen 3 bis 6) in einer Landverbindung während des oberen Miozäns zu suchen. Archipel-Natur, Kleinräumigkeit und Jugend der miozänen Apenninen gegenüber dem großräumigeren und geologisch älteren Balkangebiet erklären die wahrscheinlich artenarme paläo-apenninische Fauna und den schwachen miozänen

Wanderstrom in West-Ost-Richtung. Gridelli sieht während der pontischen Regression im Obermiozän Möglichkeiten weiträumiger Landverbindungen zwischen Ägäis und Apennin und zwischen beiden Ägäis-Komplexen miteinander, wodurch Faunenverschiebungen in großem Umfange möglich waren. Über Gargano und Apulien, die Brückenköpfe beider Ägäis-Festländer, hinweg, konnte der spätmiozäne Faunenaustausch vonstatten gehen.

Alle diese Formen bewohnten somit im Pont ein zusammenhängendes Areal, das noch nicht durch die Adria getrennt war. Erst im Pliozän trennte das Meer Gargano und Apulien voneinander, von den Apenninen und den südosteuropäischen Vorkommensgebieten: folglich wird das pontische Areal im Pliozän aufgeteilt in die apenninische, garganische, apulische und balkanische Region.

Nur die Arten des pleistozänen Verbreitungstyps (die Gruppen 1 und 2) dürfen als echte transadriatische Arten (meiner Definition) aufgefaßt werden. Die Arten des obermiozänen, pontischen Verbreitungstyps sind nur scheinbar Transadriaten. Sie verdanken ihre rezente Verbreitung dem im Pont geschlossenen Areal, das im Pliozän in zwei geographisch getrennte Vorkommensgebiete aufgespalten wurde.

Da auch die Annahme dieser miozänen Landverbindung nicht zur Klärung der Verbreitung aller Arten genügt, verweist Gridelli auf einen noch älteren, prämiozänen Faunenaustausch. Diese antezedenten[1]) Transadriaten (*Reicheia* und verwandte Genera; *Platypus obscurus L.*; verschiedene Arten der Catopidae etc.) lassen ihre rezente Verbreitung, so argumentiert Gridelli, nur verstehen, wenn man sie von einer noch älteren, prämiozänen Faunenverschiebung herleitet.

Die von Gridelli untersuchten 138 Arten habe ich nach seinen Angaben und denen anderer Autoren auf ihre transadriatische Verbreitung hin untersucht. Gemäß der von mir auf S. 166 gegebenen Definition transadriatischer Faunenelemente unterscheide ich nunmehr neben 29 Transadriaten im engeren Sinne (diese allein interessieren hier) 109 antezedente transadriatische Arten. Von den 29 erstgenannten Arten werden 21 auf ihre spezifischen Eigenschaften hin geprüft. Die restlichen 8 überschreiten bzw. erreichen die zentrale Adria nicht, sondern besiedeln lediglich Küsteninseln — etwa die Tremiti oder Lastovo —, konnten also sicher auf dem im Würm eustatisch trockengefallenen Meeresboden ihre heutigen Positionen erreichen, ohne dazu einer Landbrücke zu bedürfen. Es gilt festzustellen, worauf die transadriatische Verbreitung der erstgenannten 21 Spezies beruht.

---

[1]) Als antezedente Transadriaten bezeichne ich Arten, deren Verbreitung der transadriatischen entspricht, die aber die Adria als solche nicht querten, sondern, nach Gridelli, offenbar einst über ein zusammenhängendes Areal verfügten, das sekundär durch Einbruch oder Transgression in ein westadriatisches und ein ostadriatisches Vorkommensgebiet aufgesplittert wurde.

Bewertung der Voraussetzungen für eine rezent erfolgte Verschleppung transadriatischer Käfer[1])

| Art | Vork | vert Verbr | Fl | Kf | Ver | S | +/— | geo | Herk | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. *Geotrupes brullei*, Scarabaeidae | 20 | 20 | — | — | — | — | pos | — | Osten | 40 |
| 2. *Geotrupes intermedius*, Scarabaeidae | 20? | 20 | — | — | — | — | pos | 20 | Westen | 40-60 |
| 3. *Scarabaeus semipunctatus*, Scarabaeidae | 20 | 20 | 20 | — | — | — | pos | 20 | Westen | 80 |
| 4. *Pimelia rugulosa*, Tenebrionidae | 20 | 20 | — | — | — | — | neutr | — | Westen | 40 |
| 5. *Erodius siculus*, Tenebrionidae | 20 | 20 | — | — | — | — | pos | — | Westen | 40 |
| 6. *Tentyria italica*, Tenebrionidae | 20 | 20 | — | — | — | — | pos | — | Westen | 40 |
| 7. *Allophylax picipes*, Tenebrionidae | 20 | 20 | — | — | — | — | pos | 20 | Westen | 60 |
| 8. *Pedinus meridianus*, Tenebrionidae | 20 | 20 | — | — | — | — | pos | 20 | Westen | 60 |
| 9. *Stenosis intermedius*, Tenebrionidae | 20 | 20 | — | — | — | 10 | pos | 20 | Westen | 50 |
| 10. *Dendarus dalmatinus*, Tenebrionidae | 20 | 20 | — | — | — | — | pos | — | Osten | 40 |
| 11. *Cylindronotus exaratus*, Tenebrionidae | 20 | 20 | — | 20 | — | — | pos | — | Osten | 60 |
| 12. *Asida fiorii*, Tenebrionidae | 20 | 20 | — | — | — | — | pos | — | Osten? | 40 |
| 13. *Otiorrhynchus lasioscelis*, Curculionidae | 20 | 20 | — | — | 10 | — | neutr | — | Osten | 50 |
| 14. *Otiorrhynchus villosus*, Curculionidae | 20 | 20 | — | 20 | 10 | — | pos | 20 | Osten | 90 |
| 15. *Polydrosus picus*, Curculionidae | 20 | 20 | 20 | 20 | — | — | pos | 20 | Osten | 100 |
| 16. *Danacaea picicornis*, Dasytidae | 20 | 20 | 10 | — | — | — | pos | — | Westen | 50 |
| 17. *Phaneropella lesinae*, Silphidae | ca. 10 | 20 | — | — | — | — | pos | — | Osten | 30 |
| 18. *Isomira ferruginea*, Alleculidae | 20 | 20 | 10 | — | — | — | pos | 20 | Westen | 70 |
| 19. *Vesperus luridus*, Cerambycidae | 20 | 20 | — | 20 | — | — | pos | 20 | Westen | 80 |
| 20. *Anthicus funebris*, Anthicidae | 20 | 20 | 10 | — | — | 10 | neutr | — | Osten | 60 |
| 21. *Orestia alpina*, Chrysomelidae | 5 | 5 | — | — | — | — | pos | — | Osten | 10 |

[1]) Bedeutung der in der Tabelle verwandten Abkürzungen s. S. 213 u. 218. Es bedeuten ferner:
Fl = Flugfähigkeit
Kf = Schädling an Kulturpflanzen, Kulturfolger
S = tritt in Salzgärten auf, halophile Art
Herk = Herkunft
Aufschlüsselung des Punktsystems s. S. 217.

Es ergibt sich: Verschleppungen der meisten transadriatischen Coleopterenarten sind im rezenten Klima nicht (völlig) auszuschließen. Lediglich *Phaneropella lesinae* und *Orestia alpina* kommen nach meiner Schätzung sicher mindestens seit dem Ende des Eiszeitalters (etwa Würmkaltzeit) im Gargano vor. Damit liefert auch die Ordnung der Coleoptera mit ihren 138 amphiadriatischen Arten einen so verschwindend geringen Beitrag zur Klärung der Frage ehemaliger Festlandbrücken im Südadriaraum, daß ich eine Entscheidung für oder wider die Brücken-Hypothese aus der Verbreitung der Käferarten nicht abzuleiten vermag.

d) *Eidechsen*

1930 streifte Mertens das Landbrückenproblem bei der Besprechung der braunrückigen Mauereidechsen (*Lacerta muralis*, Lacertidae), welche die süditalienischen Bergwälder bewohnen. Mertens erklärt die große Ähnlichkeit süditalienischer *muralis*-Populationen mit südjugoslawischen und albanischen als eine klimabedingte Konvergenzerscheinung.

Wettstein (1949) rechnet mit einer diluvialen Südadriabrücke, auf der *Lacerta sicula ragusae*, Lacertidae, ihr Areal im südlichen Dalmatien (Dubrovnik), vom Gargano-Vorgebirge kommend, erreicht habe.

Bei *Lacerta muralis* (Gargano-Population) handelt es sich sicherlich um ein erst im Postglazial aus klimatischen Gründen isoliertes Vorkommen, wie mehrfach im montanen Zentral- und Südapennin zu beobachten ist. Mediterrane, wärmeliebende Formen schlossen die „Gebirgsmauereidechsen" inselartig ab, so daß die Verbindung mit den alpinen und balkanischen Populationen abriß. — *Lacerta sicula* kommt im Gegensatz zu *muralis* überall an der Küste vor. Diese Eidechse ist ausgesprochener Kulturfolger. Ihr an menschliche Siedlungen eng angelehntes Vorkommen in Süddalmatien, ferner ihr großer Wärmebedarf lassen eine Ausbreitung bereits während des Würm über die Südadriainseln unwahrscheinlich erscheinen. Bei dieser Eidechse, für die mehrfach Verschleppungen nachgewiesen sind, kann auch im Adriaraum eine Verschleppung durch den Menschen nicht ausgeschlossen werden.

Bewertung der Voraussetzungen für eine rezent erfolgte Verschleppung bei transadriatischen Eidechsen[1])

| Art | Vork | vert Verbr | Kf | Ver | +/— | geo | Summe |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 1. *Lacerta sicula ragusae*, Lacertidae | 20 | 20 | 20 | 20 | pos | 20 | 100 |
| 2. *Lacerta muralis breviceps?*, Lacertidae | 5 | 5 | — | 20 | pos | — | 30 |

Die hohe Punktzahl, die *sicula* nach diesem Bewertungsschema erreicht, zeigt deutlich, wie wenig die Art für eine faunengeschichtliche Untersuchung geeignet ist.

[1]) Bedeutung der in der Tabelle verwandten Abkürzungen s. S. 213 und 218.

e) *Säugetiere*

Hagen (1958) suchte den Erweis einer pleistozänen südadriatischen Brücke gar durch taxonomische Untersuchungen an Kleinsäugern (*Apodemus flavicollis*, Muridae, Murinae) zu erbringen. Dieses Vorgehen ist erstaunlich, da es sich um eine junge, in dynamischer Entwicklung stehende, sehr vagile Form handelt.

E. v. Lehmann (1959) führte gegen Hagens Ergebnisse gewichtige methodische, systematische und evolutionstheoretische Argumente ins Feld. Da die Kontroverse Hagen — v. Lehmann einer der Anstöße zu der vorliegenden Arbeit war, sollen an dieser Stelle die Ergebnisse der eigenen mammalogischen Untersuchungen diskutiert werden.

Von 41 Säugerarten, die ich auf meinen beiden Sammelreisen für das Untersuchungsgebiet nachweisen und in der Mehrzahl der Fälle durch Schädel- und Balgmaterial belegen konnte, sind lediglich 3 (im Höchstfalle 5) Transadriaten in dem von mir auf Seite 166 dargelegten Sinne. Es sind dies *Talpa romana* (Talpidae), *Crocidura suaveolens debeauxi* (Soricidae) sowie *Muscardinus avellanarius* (Muscardinidae); ferner vielleicht *Eliomys quercinus* (Muscardinidae) und *Pitymys savii* (Muridae, Microtinae). Verschleppungen dieser fünf Arten sind wenig wahrscheinlich, wie aus der Punktbewertung der Testkombination hervorgeht. Eine Verbreitung durch den Menschen ist am ehesten denkbar bei den Schläferarten: gilt doch der Siebenschläfer *(Glis glis)* in einigen Ländern als Leckerbissen.

Bewertung der Voraussetzungen für eine rezent erfolgte Verschleppung bei transadriatischen Säugern

| Art | Vorkommen | vertikale Verbreitung | Summe |
|---|---|---|---|
| 1. *Talpa romana*, Talpidae | 5 | 20 | 25 |
| 2. *Crocidura suaveolens*, Soricidae | 10-15 | 20 | 30-35 |
| 3. *Eliomys quercinus*, Muscardinidae | 10-15 | 10-20 | 20-35 |
| 4. *Muscardinus avellanarius*, Muscardinidae | 5-10 | 5-15 | 10-25 |
| 5. *Pitymys savii*, Muridae | 10-15 | 20 | 30-35 |

Zu 1.

*Talpa r. romana* kommt im Gargano-Vorgebirge in einer auffallend kleinwüchsigen Population vor. Diese Zwergwüchsigkeit beruht wahrscheinlich, wie bei *T. europaea* mehrfach nachgewiesen, auf ökologischen Faktoren. Der außerordentlich hohe Prozentsatz von Tieren mit Prämolarenreduktion ist ein weiterer Hinweis auf eine isolierte und (oder) im ökologischen Pessimum lebende Population. Da im südlichen Jugoslawien, in

Nordgriechenland und auf Korfu ebenfalls kleinwüchsige, isolierte *Talpa romana* (ssp. *stancovići*) leben, besitzt die Art *romana* in ihren kleinwüchsigen Populationen ein ausgesprochen transadriatisches Areal. Stein (1963) deutet dies so: Eine einheitliche, präglaziale (interglaziale?[1])) *Talpa*-Population mit breiten Schädeln *(T. europaea romana)* besiedelte Apennin- und Balkanhalbinsel. Im Eiszeitalter erfolgte klimabedingt ein Ausweichen nach Süden. Postglazial schob sich vor diese präglazialen (interglazialen?) Typen ein Sperriegel schmalschädeliger Maulwürfe von Osten her *(T. europaea europaea)*; die balkanischen Breitschädel wurden abgedrängt und in verschiedenen Gebirgsstöcken isoliert (kleine Gebirgs- und Inselform *T. e. stancovići*), während in Mittel- und S-Italien ein zusammenhängendes Areal bestehen blieb *(T. e. romana)*, wobei sich ebenfalls eine — von mir nicht nomenklatorisch unterschiedene — kleinwüchsige Population im Gargano herausbildete.

Zu 2.

*Crocidura suaveolens debeauxi* ist eine großwüchsige, auf die mediterrane Klimazone Italiens und Dalmatiens beschränkte Gartenspitzmaus. Im jugoslawischen Gebirge (Sarajevo) findet der Übergang zu *C. s. mimula* statt, die ihrerseits in Istrien nachgewiesen wurde (Dulić 1961, J. Niethammer 1962). *C. s. debeauxi* ist als die Gartenspitzmaus des mediterranen Adria-Küstengebietes anzusehen. Die schmale istrianische Zwischenzone (von *C. s. mimula*) beruht wahrscheinlich auf einer postglazialen Ausbreitung dieser kontinentalen Form: Zu einer Zeit, als Norditalien noch von *mimula*-Populationen besiedelt war (bis ca. 7500 v. Chr.?), muß *debeauxi* nicht notwendig bereits auf zwei Teilareale (West- bzw. Ostadriaraum) beschränkt gewesen sein; sie kann vielmehr über trockengefallenen Seeboden im Bereich der Nordadria (die Regression der Würmvereisung war noch nicht völlig abgeklungen) noch mit der jeweiligen Schwesterpopulation in Verbindung gestanden haben. Da es sich um eine konservative, alte Form handelt, ist innerhalb der kurzen mutmaßlichen Trennung beider Populationen keine Differenzierung erfolgt.

Zu 3.

Da kein *Eliomys*-Nachweismaterial aus den nordwestjugoslawischen Landschaften vorliegt, kann vorerst nicht beurteilt werden, ob zwischen den italienischen *E.-qu.-pallidus*- und den mitteldalmatinischen, jenen ersteren außerordentlich nahestehenden *E.-qu.-dalmaticus*-Populationen eine direkte Verbindung besteht und die unterscheidenden Merkmale eine Cline bilden oder aber ob zwei völlig unabhängige Formen vorliegen. In diesem letzten Falle hätte *E. qu. dalmaticus* ebenfalls als Transadriat zu gelten.

---

[1]) Zu beachten ist, daß Maulwürfe von der Größe rezenter *T. europaea* im Mindel-Riß der Breitenberghöhle/Gößweinstein (Oberfranken) nachgewiesen sind (Brunner 1957).

Zu 4.

Morphologische Übereinstimmungen italienischer Haselmäuse mit griechischen und korfiotischen machen eine nahe entwicklungsgeschichtliche Verwandtschaft wahrscheinlich. Diese südlichen Populationen besitzen einen vierwurzeligen $M_3$, während die im Nordbalkanraum, in Ost-, Mittel-, Nord- und Westeuropa lebende Nominatform einen dreiwurzeligen $M_3$ besitzt. Man kann hieraus auf ein ursprünglich über die Adria hinwegreichendes, geschlossenes Areal der Rassengruppe *pulcher* (Italien) — *zeus* (Griechenland) schließen, das tektonisch in zwei Teilareale (während der letzten Phasen des Tertiärs?) aufgespalten wurde. Näherliegend ist allerdings, eine der *Talpa*-Verbreitung analoge Ausbreitungsgeschichte anzunehmen: Bis zum Beginn des Eiszeitalters (vermutlich sogar bis zum Ende des Riß-Würm-Interglazials) besiedelte eine südliche, wärmeliebende, einheitliche *Muscardinus*-Population Süd- und Südosteuropa. Durch die Kaltzeit verdrängt, wich diese Population in zwei geographisch getrennte Refugien (Süditalien — Sizilien und südliche Balkanhalbinsel) aus. Eine — an kälteres Klima angepaßte (?) — Form schob sich anschließend, vermutlich von Osten, aus einem dritten Rückzugsgebiet kommend, zu Ende des Würm (vor ca. 15 000 bis 20 000 Jahren) vor die südlichen Populationen, die noch in ihren Refugien verharrten.

Zu 5.

Ob die wenigen für SO-Europa beigebrachten *Pitymys-savii*-Belege wirklich der italienischen Spezies angehören — und damit Transadriaten sind —, läßt sich vorerst nicht mit absoluter Sicherheit sagen, da bislang eine repräsentative balkanische Serie fehlt, die das Auffinden aberranter Einzelstücke (*Pitymys subterraneus* mit *savii*-Zahnform) bei den in Rede stehenden südjugoslawischen „*savii*"-Belegen völlig ausschließt.

Hieraus ergibt sich, daß auch dem Mammalogen keine Mittel an die Hand gegeben sind, zum Adriatis-Problem und zu jungtertiären oder diluvialen adriatischen Landbrücken Stellung zu nehmen.

Welche Ausbreitungsursachen können dem „transadriatischen Verbreitungstyp" zugrunde liegen?

1. Tektonik

Es besteht die Möglichkeit, daß konservative Formen Apennin- und Balkanhalbinsel bereits im Alttertiär (unteres Paläozän, ca. — 60 bis — 55 Mill. Jahre) einheitlich besiedelten. Einbrüche im Adriaraum können zwei Teilareale erzeugt haben, in denen sich die beiden Schwesterpopulationen nunmehr geographisch getrennt entwickelten.

*Muscardinus avellanarius pulcher* und *zeus*, Muscardinidae, können so zu Transadriaten, besser: Amphiadriaten, geworden sein. Einige ältere Autoren rechnen noch im Jungtertiär (mittleres Miozän bis Übergang Mio-

zän/Pliozän, d. h. vor 25 bis 20 bzw. 15 Mill. Jahren) mit transadriatischen Landzusammenhängen oder mit einem nordadriatischen Festland („Adriatis"). Allerdings bedeutet die ungeheuer lange und biogeographisch kaum in der erforderlichen Genauigkeit kontrollierbare Zeitspanne dieser getrennten Entwicklung einen Schönheitsfehler: reiches Fossilmaterial müßte eine solche Annahme stützen.

2. Diluvialklima

Arten, die zu Ende des Präglazials (vor ca. 600 000 bis 1 Mill. Jahren) eine zirkumadriatische oder auf die Gebiete nördlich der Adria beschränkte Verbreitung hatten, wurden infolge Klimaverschlechterung nach Süden abgedrängt. Sie überdauerten das Eiszeitalter in zwei (Apennin- und Balkanhalbinsel — letztere vielleicht mit Einschluß von Kleinasien über den Bosporus), drei oder vier (ferner Iberische Halbinsel und Transkaukasien) Glazialrefugien. In diesen Refugien erhielten sich die präglazial einheitlichen, nunmehr jedoch geographisch getrennten Populationen. Je nach der Evolutionsdynamik der ± konservativen oder aber in reger Entwicklung begriffenen Arten, nach der Größe der isolierten Ausgangspopulation (Allelschwund) und nach den jeweils wirkenden ökologisch bedingten Auslesefaktoren konnten sich bei den einzelnen Arten eigene Subspezies ausbilden oder aber solche Differenzierungen unterbleiben. Bei eintretender Klimabesserung konnten diese Populationen ihr Areal wiederum nach Norden ausdehnen. Im Alpenraum stießen sie aufeinander, oder aber eine dritte, kühlerem Klima angepaßte Form, die ihr Refugium früher verlassen hatte, schob sich als Sperriegel vor bzw. zwischen die west- und ostadriatische Population. Da im Eiszeitalter mehrere Warmzeiten (Interglaziale) mit den Kaltzeiten (Glazialen) alternierten, kann eine solche einheitliche, zirkumadriatische Population während jeder Warmzeit bestanden haben. — Infolge der unterschiedlichen Evolutionsgeschwindigkeit der einzelnen Arten beweist eine subspezifische Differenzierung in den Diluvialrefugien genau so wenig eine bereits im älteren Diluvium erfolgte Arealtrennung, wie eine fehlende oder nicht nachweisbare Differenzierung eine erst in der letzten Eiszeit (Würm) erfolgte Aufspaltung in zwei (ost- bzw. westadriatische) Populationen zur Ursache haben muß. Die rezenten Verbreitungsbilder von

*Talpa r. romana* und *T. r. stancovići* (Sperriegel: *T. europaea*), Talpidae,
*Crocidura suaveolens debeauxi* (Sperriegel: *C. s. mimula*), Soricidae,
*Glis g. italicus* und *G. g. postus* (Sperriegel: *G. g. glis*), Muscardinidae,
*Muscardinus avellanarius pulcher* und *M. a. zeus* (Sperriegel: *M. a. avellanarius)*, Muscardinidae,

können so entstanden sein. Zu dieser Verbreitungsgruppe gehören ferner *Lacerta muralis breviceps* und *L. m. muralis,* Lacertidae, die noch im Postglazial (bis ins Boreal, d. h. noch nach 6800 bis 4500 vor Chr.) ein zusammenhängendes Areal besessen haben dürften. Mit weiterer Erwärmung

und mit dem Rückgang der atlantisch-gemäßigten Laubwaldflora in den Ebenen wurden die braunrückigen Mauereidechsen in Mittel- und Süditalien auf die höheren Mittelgebirgslagen zurückgedrängt. Sie wurden in den niederen Lagen durch grünrückige, wärmeliebende Mauereidechsen ersetzt.

Als Spezies mit entsprechender Verbreitungsgeschichte können aufgefaßt werden:

Käfer: *Dendarus dalmatinus*, Tenebrionidae
*Asida fiorii*, Tenebrionidae

Schnecken: *Vitrina bonelli*, Vitrinidae
*Monacha parumcincta*, Helicidae
*Cochlostoma gracile*, Cyclophoridae

Pflanzen: *Delphinium halteratum*, Ranunculaceae
*Potentilla de-tommasii*, Rosaceae
*Poterium garganicum*, Rosaceae
*Vicia barbazitae*, Papilionaceae
*Trifolium mutabile*, Papilionaceae
*Onobrychis echinata*, Papilionaceae
*Onobrychis aequidentata*, Papilionaceae
*Daphne collina*, Thymelaeaceae
*Arabis albida*, Cruciferae
*Viola gracilis*, Violaceae
*Viola dehnhardtii*, Violaceae
*Hypericum barbatum*, Guttiferae
*Geranium brutium*, Geraniaceae
*Hippomarathrum cristatum*, Umbelliferae
*Laserpitium garganicum*, Umbelliferae
*Euphorbia biglandulosa*, Euphorbiaceae
*Anchusa hybrida*, Boraginaceae
*Satureja suaveolens*, Labiatae
*Salvia virgata*, Labiatae
*Verbascum longifolium*, Scrophulariaceae
*Asperula flaccida*, Rubiaceae
*Scabiosa crenata*, Dipsacaceae
*Hypochoeris cretensis*, Compositae
*Doronicum caucasicum*, Compositae
*Cirsium strictum*, Compositae
*Centaurea dissecta*, Compositae
*Anthemis peregrina*, Compositae
*Ornithogalum montanum*, Liliaceae
*Asphodeline liburnica*, Liliaceae
*Gagea foliosa*, Liliaceae
*Biarum tenuifolium*, Araceae.

Mediterrane, ausgesprochen thermophile Elemente niederer Höhenlagen (bis etwa Hügelregion, vielleicht bis Submontanregion), können im rezenten Klima den Adriabogen im Norden nicht oder kaum umwandern. Ihre südlichen Refugien führen daher zum „transadriatischen" Verbreitungsbild. Gebirgs- und waldbewohnte Arten atlantisch-gemäßigter Prägung bleiben infolge des mediterranen Klimas der niederen Höhenstufen inselartig auf die höheren Mittelgebirgslagen des zentralen und südlichen Apennin und des Gargano-Vorgebirges beschränkt. Die letztgenannten Arten sind Kaltzeitrelikte (Glazialrelikte), die ersteren Warmzeitrelikte (Interglazialrelikte) des Eiszeitalters oder des Atlanticums.

3. Aktive Erweiterung des Areals

Zu dieser Gruppe gehören die flugfähigen Käfer:

*Scarabaeus semipunctatus*, Scarabaeidae
*Polydrosus picus*, Curculionidae.

Unter Umständen sind ebenfalls beschränkt flugfähige Arten hierzu zu rechnen, die, durch Winddrift unterstützt, während der pleistozänen Regressionen — bei größerer Ausdehnung des Festlandes im Vergleich zum heutigen Zustand und bei entsprechend schmaleren Sunden zwischen den südadriatischen Inseln — enge Meeresstraßen zu überwinden in der Lage waren. Palmén (1944) legt in größerem Zusammenhang dar, welche Bedeutung kombinierte Wind- und Wasserdrift in Form der anemohydrochoren Verbreitung für die Arealausweitung von Käfern gewinnen kann. Beschränkt flugfähige Arten, die auf diese oder ähnliche Weise transadriatische Verbreitung zu erlangen vermochten, sind beispielsweise

*Danacaea picicornis*, Dasytidae
*Isomira ferruginea*, Alleculidae
*Anthicus funebris*, Anthicidae.

Ferner gehören hierher Pflanzen, deren Früchte Flugapparate oder besondere Haftorgane besitzen, die der natürlichen Verbreitung dienen:

*Daucus broteri*, Umbelliferae
*Doronicum caucasicum*, Compositae
*Cirsium strictum*, Compositae
*Centaurea dissecta*, Compositae
*Centaurea ragusina*, Compositae
*Cardopatium corymbosum*, Compositae
*Anthemis peregrina*, Compositae
*Inula candida*, Compositae
*Orchis quadripunctata*, Orchidaceae.

4. Passive Erweiterung des Areals

Solche Arealausweitungen können erfolgen: durch anemochore und hydrochore Verbreitung (s. Abb. 36) bei Spezies, die sich normalerweise anders ausbreiten; ferner durch zoochore[1]) oder anthropochore (= anthropogene) Verschleppung. Die Gefahr von Verschleppungen ist grundsätzlich

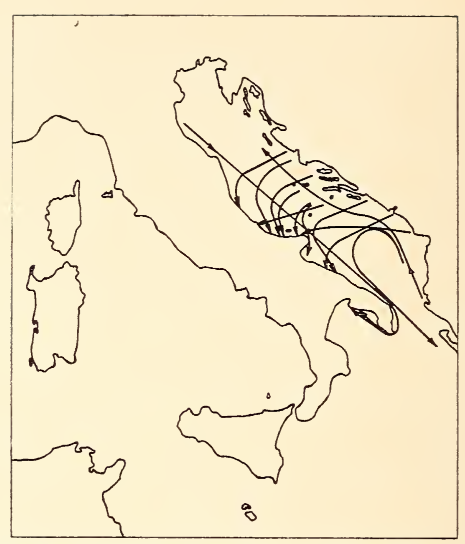


Abb. 36. Oberflächenströmungen der zentralen und südlichen Adria. Die vorherrschende Strömungsrichtung setzt von der dalmatinischen Küste nach Westen und ist somit direkt gegen das Gargano-Vorgebirge gerichtet. Flaschenposten querten die Adria in 23 bzw. 65 Tagen von der Bucht von Kotor nach Bari (nach Mazelle 1915, vereinfacht).

immer gegeben. Sie ist naturgemäß um so größer, je enger sich die entsprechende Art an den Menschen, seine Siedlungen und Äcker anschließt (anthropogene Verschleppung ist die häufigste) und nimmt ab mit zunehmender Höhe ihrer vertikalen Verbreitung: Ausgesprochene Gebirgsformen siedeln meist weit entfernt von Wirtschaftspflanzen und sind somit der Verfrachtung mit diesen oder mit sonstigen Wirtschaftsgütern von Hafenorten aus am wenigsten ausgesetzt. Dasselbe gilt für die marine (hydrochore) Verdriftung von Gebirgsformen. Der Wahrscheinlichkeitsgrad, mit dem Faunen- und Florenelemente ihr arteigenes Areal aktiv und passiv (vorwiegend durch Verschleppungen verschiedener Art) postglazial im ± rezenten Klima (ab ca. 7000 v. Chr.) so zu erweitern vermochten, daß ein transadriatisches Verbreitungsbild entstehen konnte, geht aus den Tabellen Seite 213, 218 ff, 224, 225, 226 hervor. Bei Formen, die 35 und mehr Punkte erreichen, darf nach meinem Dafürhalten mit Verschleppung gerechnet werden. — Es gibt außerordentlich wenige transadriatische, gebirgsbewohnende Arten, bei denen im gegenwärtigen Klima eine Verschleppung völlig ausgeschlossen ist, deren eng begrenztes Vorkommen es ferner unwahrscheinlich macht, daß es sich um ein Glazialrelikt handelt. Zu dieser Gruppe gehört der Käfer *Orestia alpina*, Chrysomelidae.

Solche Gebirgsformen haben in Kaltzeiten tiefere Lagen bewohnt als heute, womit eine Verschleppung während jener Perioden nicht ganz ausge-

[1]) Zoochore Verschleppung nenne ich nach Palmén eine weiträumige Verbreitung von Faunen- und Florenelementen durch Tiertransport (etwa Verbreitung von Polypen durch Entenvögel, von Pflanzen durch beerenfressende Vögel oder durch Säugetiere, die Samen und Früchte in ihrem Haarkleid transportieren).

schlossen werden kann. Näherliegend ist jedoch die Vermutung, daß es sich in Wirklichkeit auch hier um Glazialrelikte handelt, bei denen jedoch Nachweislücken in den entsprechenden Biotopen Mittelitaliens diese Verbreitungsgeschichte bisher nicht klar erkennen lassen.

Eine weitere Möglichkeit, die Verbreitung transadriatischer Elemente zu deuten, nimmt Bezug auf die Fähigkeit zu äolischer (anemochorer) Ausbreitung. Durch Wirbelstürme können außer Insekten in Ausnahmefällen nachweislich Mollusken, ja selbst Fische (bis 4 cm Länge) und Frösche in großen Mengen (wichtig für eventuelle erfolgreiche Neuansiedlungen!) aus ihrem angestammten Lebensraum herausgerissen und in weit entfernt liegenden Gebieten wieder abgesetzt werden (Thienemann 1950). Auf den Ötztaler und Stubaier Fernern wurden nach besonderen Wetterlagen Exemplare der Wanderheuschrecke beobachtet. Häufig finden sich am Strand (der Ostseeküste) in weiter Ausdehnung Spülsäume von Insekten, die auf die See hinausgeweht wurden; so können sie, günstige Witterungs- und Strömungsverhältnisse vorausgesetzt, in noch lebendem und fortpflanzungsfähigem Zustand[1]) an den Strand getrieben werden: Palmén (1944) widmete dem zoogeographischen Faktor dieser sogenannten „anemohydrochoren Ausbreitung" der Insekten eine ausführliche Abhandlung. Danach ist diese Art der Ausbreitung wesentlich wirksamer als eine solche durch Wind oder Strömung allein, da der anemochore Transport unmittelbar durch die hydrochore Verschleppung abgelöst wird; hierbei vollzieht sich eine auffällige Konzentration des Driftgutes. So werden „... auch von verhältnismäßig spärlich auftretenden Arten mehrere Individuen auf ein so enges Gebiet zusammengedrängt, daß den Geschlechtern die besten Möglichkeiten im gegenseitigen Auffinden geboten sind". — Die Oberflächenströmung der zentralen und südlichen Adria, die vom dalmatinischen Strand direkt gegen das Gargano-Vorgebirge setzt (s. Abb. 36), kann somit das starke Überwiegen östlicher Coleopteren im Gargano gegenüber dem Zurücktreten westlicher Arten im Balkan weitgehend erklären. Andere Deutungsmöglichkeiten ergeben sich aus dem naturgemäß bedeutenderen Artenreichtum der großräumigen Balkanhalbinsel gegenüber Italien. Verstärkend in dieser Hinsicht mußte sich der Zustrom nördlicher, zu Beginn des Eiszeitalters bzw. jeder einzelnen Kaltzeit verdrängter Arten in der Fauna des breiten, weit nach Norden und Osten geöffneten balkanischen Reliktgebietes auswirken. Italien, dessen Zugang im Norden schmal und von der Barriere der ebenfalls vergletscherten Alpen abgesperrt war, konnte nur wenigen in Mitteleuropa siedelnden Spezies Zuflucht während der Eiszeiten bieten. Eine artenreichere Fauna (Balkan) vermag selbstverständlich absolut mehr „Transadriaten" zu stellen als eine artenärmere (Italien).

[1]) In Laborversuchen überlebten mehrere Käferarten ohne Schaden in völlig untergetauchtem Zustand einen >5tägigen Aufenthalt in Wasser von 30—35 ‰ Salzgehalt. — Schwimmend überlebten mehrere Käferarten ohne Schaden einen >30tägigen Aufenthalt in Wasser derselben Salzkonzentration (nach Palmén).

Diese Überlegungen machen deutlich: Eine Folge einschneidender Klimawechsel während des gesamten Quartärs hatte eine mehrfache Einengung und darauf folgende erneute Ausdehnung der Areale im Adriaraum lebender Faunen- und Florenelemente zur Folge. Diese wiederholten diluvialklimatischen Faunenverschiebungen in N-S-Richtung verwischten die ursprünglichen Verbreitungsbilder erheblich. Das Untersuchungsgebiet erlebte außerdem — nachweislich mindestens seit dem Neolithicum — die verschiedensten Einwirkungen des Menschen: Bodenkultur, Waldraubwirtschaft und Güterverkehr. Seit der Antike ist die Adria im engeren Untersuchungsraum (mit den Städten Bari, Brindisi; Split, Dubrovnik) Brennpunkt von Handel und Verkehr zwischen beiden Küsten. Die Fehlerquellen, die infolge dieser Tatsachen allen Beurteilungen der Ausbreitungsgeschichte transadriatischer Elemente anhaften, lassen den wissenschaftlichen Wert einer aus Tier- und Pflanzenverbreitung erschlossenen hypothetischen Landbrücke fragwürdig erscheinen. Eine solche (jungtertiäre oder diluviale) Landbrücke kann mit den Methoden des Biogeographen weder nachgewiesen noch auch nur wahrscheinlich gemacht werden. Infolge starker lokaler tektonischer Bewegungen (wie sie anderen Ortes in der Mediterraneis nachweisbar sind) kann eine solche Landbrücke bestanden haben; sie ist von geologischer Seite jedoch weder notwendig zu fordern, noch bisher nachgewiesen. Die glazialeustatischen Spiegelabsenkungen, die, nach jüngeren Autoren, eine solche Festlandbrücke über die südliche Adria hinweg hervorgerufen haben sollen, besaßen die hierfür erforderlichen Ausmaße nicht. Sie könnten lediglich in Verbindung mit tektonischen Bewegungen die Annahme einer solchen Gargano-Brücke während des Diluviums rechtfertigen. Die Aussagen, die der Biogeograph hierzu machen kann, rechtfertigen eine solche Annahme seinerseits nicht. Von 138 geprüften Käferarten kommen lediglich 2 in Frage, deren Verbreitung über eine solche Brücke wahrscheinlich wäre; es sind

*Phaneropella lesinae*, Silphidae
und *Orestia alpina*, Chrysomelidae.

Von weit über 400 amphiadriatischen Pflanzenarten kommt lediglich

*Hypericum barbatum*, Guttiferae

u. U. als Benutzer einer glazialen Landbrücke in Betracht. Von den 8 amphiadriatischen Schneckenarten kommen eventuell 2 als Benutzer einer solchen Landbrücke in Betracht. Es handelt sich um

*Medora almissana*, Clausiliidae
und *Delima laevissima*, Clausiliidae.

Die amphiadriatischen Eidechsen leisten keinen Beitrag zur Lösung der Frage. Die Säuger

*Talpa r. stancovići*, Talpidae
und *Muscardinus a. zeus*, Muscardinidae

von insgesamt 41 untersuchten Arten könnten hinwiederum als echte diluviale Transadriaten verstanden werden. Fünf (sechs, falls man *Pitymys savii,* acht, sofern man *Medora almissana* und *Delima laevissima* einschließt) transadriatische Arten (deren Verbreitungsgeschichte zudem in der Mehrzahl der Fälle durch diluvialklimatische Argumente am ehesten eine verständliche Klärung erfährt) aus einer Gesamtartenzahl von rund 600 amphiadriatischen Spezies (Tiere und Pflanzen insgesamt) bedeuten einen so geringen Prozentsatz (~ 1 bis 1,5 % aller Amphiadriaten!), daß das Bestehen einer solchen gargano-dalmatischen Brücke sehr unwahrscheinlich wird.

Eine wissenschaftliche, endgültige Klärung des Brücken-Problems kann aus den angegebenen Gründen nicht mit biogeographischen, sondern nur mit geologischen Methoden erfolgen:

Tiefbohrungen in der Adria zwischen Monte Gargano und den süddalmatinischen Küsteninseln müßten Material für stratigraphische und isotopengeologische Untersuchungen zutage fördern, um anhand von Datierungen eventuell vorhandener kontinentaler Sedimente der südadriatischen Schwelle endgültig festlegen zu können, ob und (wenn ja) wann hier zuletzt ein zusammenhängendes Festland bestanden hat.

Es ist anzunehmen, daß eine solche „Brücke" nie bestand, da Dinariden, südadriatische Inseln und Gargano-Vorgebirge mariner Entstehung sind, die heutigen Gebirge gehoben wurden oder aber Horste (z. B. Monte Gargano) inmitten einer abgesunkenen bzw. eingebrochenen Umgebung darstellen. Die adriatische Senke hat als alte Geosynklinale — von der eustatisch trockengefallenen nördlichen Adria (bis zur Höhe von Ancona — Zadar) sowie von ebenfalls eustatisch trockengefallenen Randzonen abgesehen — immer in Form eines Meeresarmes bestanden, der lediglich gewisse west-östliche Verschiebungen im Verlaufe seines Bestehens erfuhr.

### Apennin- und Dinaridenhalbinsel: Gegenüberstellung und Vergleich der Säuger- und Eidechsen-Faunen

Wenn die zentrale und südliche Apenninhalbinsel einmal in Verbindung mit der Dinaridenhalbinsel (Balkangebiet) gestanden hat, müssen über diese Verbindung (Brücke) Faunenwanderungen einen qualitativen und, im Hinblick auf die Anzahl der Arten, auch quantitativen Ausgleich der Spezies beider Räume herbeigeführt haben. Da geographische Breite, Morphologie (überwiegend Gebirge, geringer Tieflandanteil), Klima etc. in großen Zügen übereinstimmen, müßte eine solche (präglaziale) Fauna auf beiden Halbinseln das Pleistozän überdauert haben. Ausgesprochen thermophilen Arten fehlten auf der Apenninhalbinsel u. U. die Ausweichmöglichkeiten, so daß sie im Eiszeitalter zum Aussterben verurteilt waren. Dann wären auf der Apenninhalbinsel die gleichen wald- und gebirgsbewohnenden Arten wie auf der Balkanhalbinsel zu erwarten, wohingegen wärmeliebende Arten der präglazialen Faunen fehlen müßten. — Hat eine

solche Landverbindung jedoch (etwa glazialeustatisch bedingt) während einer Eiszeit (etwa Römische Regression = Mindelvereisung) bestanden, so müßten wiederum bevorzugt wald- und gebirgsbewohnende Arten diese Ost-West-Verbindung benutzt haben. Infolge der nach Spezies, Größe der Ausgangspopulation und jeweils wirkenden Selektionsfaktoren unterschiedlichen Differenzierungsgeschwindigkeit von geographischen Rassen vermögen Unterart- und Artbildungen kein absolutes Maß für die Dauer der Trennung beider Faunenbereiche zu geben.

Anhand eines Vergleiches der Landsäugetierfaunen (mit Ausnahme der Ordnung Chiroptera) und der Eidechsenfaunen Italiens und Jugoslawiens[1]) seien qualitative und quantitative spezifische Unterschiede in der Besiedlung beider Halbinseln herausgestellt:

| | |
|---|---|
| Gesamtartenzahl (Säuger) . . . . . . . . . . . | 64 |
| davon bewohnen ostadriatisches Gebiet . . . . | 63 |
| westadriatisches Gebiet . . . . | 43 |
| beide Gebiete . . . . . . . . | 42 |

Endemisch im Osten sind 21 Arten, nämlich *Talpa europaea, T. hercegovinensis* (Talpidae); *Sorex alpinus, Crocidura russula* (Soricidae); *Canis aureus* (Canidae); *Mustela erminea, M. lutreola, Vormela peregusna* (Mustelidae); *Lepus timidus* (Leporidae), doch nur im nördl. Jugoslawien; *Citellus citellus* (Sciuridae); *Spalax leucodon* (Spalacidae); *Apodemus mystacinus, A. agrarius, Cricetus cricetus, Dolomys bogdanovi, Pitymys subterraneus, P. duodecimcostatus, Microtus guentheri, M. arvalis, M. igmanensis, M. agrestis* (Muridae).

Endemisch im Westen (?): *Hystrix cristata* (Hystricidae).

Quantitatives Verhältnis der Arten: 43 : 63 zugunsten des Ostadriaraumes.

| | |
|---|---|
| Gesamtartenzahl (Kriechtiere, lediglich Lacertidae) | 12 |
| davon bewohnen ostadriatisches Gebiet . . . . | 12 |
| westadriatisches Gebiet . . . . | 3 |
| beide Gebiete . . . . . . . . | 3 |

Endemisch im Osten sind 9 Arten, nämlich *Lacerta agilis, L. horvathi, L. melisellensis, L. mosorensis, L. oxycephala, L. praticola, L. taurica, L. trilineata, L. vivipara.*

Quantitatives Verhältnis der Arten: 3 : 12 zugunsten des Ostadriaraumes.

Die Artenarmut der Apenninhalbinsel mit nur zwei Drittel der Säuger- und einem Viertel der Eidechsen-Spezies Jugoslawiens ist außerordentlich

---

[1]) Um hinsichtlich Fläche, Morphologie und Klima ähnliche, vergleichbare Größen zu erhalten, wurde anstelle der gesamten Balkanhalbinsel lediglich (das westliche) Jugoslawien gewählt und der Apenninhalbinsel gegenübergestellt. — Die vollständige Liste aller Säugetier- und Eidechsen-Arten wird aus Gründen der Druckersparnis nicht publiziert.

eindrucksvoll. Ein Blick auf die Liste der im Osten endemischen Formen (s. S. 236 ff.) macht deutlich, daß es sich keineswegs weitgehend um Spezies handelt, die etwa auf der Apenninhalbinsel das Eiszeitalter oder eine Kaltzeit nicht hätten überleben können. Ganz offensichtlich handelt es sich um Arten, die aus geographischen Gründen die Apenninische Halbinsel nie besiedelt haben (von Ausnahmen, wie der Feldmaus, die nach Blanc im Würm Süditaliens nachgewiesen ist, aber dort heute fehlt, abgesehen). Damit ist gesagt, daß ihnen offensichtlich keine Landbrücke (jungtertiären oder pleistozänen Alters) zur Verfügung gestanden hat.

Italien scheint aufgrund einer alten Trennung von Jugoslawien (durch die Adria) von einer Reihe nördlicher Arten (die auf der Dinaridenhalbinsel das Eiszeitalter überdauerten und hier, in der Isolation, teilweise subspezifische oder spezifische Differenzierungen erfuhren) nicht aufgesucht worden zu sein. Solche nördlichen Arten sind z. B. *Talpa europaea, T. hercegovinensis* (Talpidae); *Sorex alpinus, Crocidura russula* (Soricidae); *Mustela erminea* (Mustelidae); *Lepus timidus* (Leporidae); *Pitymys subterraneus, P. duodecimcostatus, Microtus arvalis, M. agrestis* (Muridae). — Zur gleichen Gruppe sind *Lacerta agilis* und *L. vivipara* (Lacertidae) zu zählen. — Östliche oder südöstliche, auf den ostadriatischen Raum beschränkte Arten sind z. B. *Canis aureus* (Canidae); *Mustela lutreola, Vormela peregusna* (Mustelidae); *Citellus citellus* (Sciuridae); *Spalax leucodon* (Spalacidae); *Apodemus mystacinus, A. agrarius, Cricetus cricetus, Dolomys bogdanovi, Microtus guentheri, M. igmanensis?* (Muridae). — Dieser Gruppe gehören auch die Eidechsen *Lacerta horvathi, L. melisellensis, L. mosorensis, L. oxycephala, L. praticola, L. taurica* und *L. trilineata* an.

Das Ergebnis dieser Analyse spricht für folgende Tatbestände: Die Apenninhalbinsel besteht seit den Anfängen der Entwicklung zu der heutigen Fauna als schmale Halbinsel, deren Besiedlung sich im wesentlichen von Norden her vollzog. Im Gegensatz hierzu öffnet sich die Balkanhalbinsel breit nach Norden, Osten und über Kleinasien nach Südosten. Hierdurch wird der große Artenreichtum des ostadriatischen Raumes verständlich. Morphologische Vielgestaltigkeit und geographische Weiträumigkeit eröffneten vielen nördlichen Arten, die ihre präglazialen Siedlungsräume verlassen mußten, die Möglichkeit, hier Glazialrefugien zu finden und, in der Isolation, reiche subspezifische oder gar spezifische Differenzierungen zu erfahren (Microtinae; Lacertidae!). Von diesen dynamischen Umbildungsprozessen blieb die Apenninische Halbinsel unberührt, da keine Verbindung zu ihr bestand.

Seit dem Obermiozän besitzen die Desmane im Bereich der südosteuropäischen Steppen ihr Entstehungs- oder doch Differenzierungszentrum. Das Areal einer der beiden rezenten Arten ist auf einen Teil des osteuropäischen Steppen- und Waldgürtels beschränkt *(Desmana moschata)*, während die andere *(Galemys pyrenaicus)* ein kleines Reliktareal in den Pyrenäen

besitzt. Desmane (Talpidae) fehlen in Italien. Entsprechend sind die Spalacidae, deren Entwicklungszentrum die südosteuropäischen Steppen bilden, nicht nach Westen gelangt, während sich eine *Spalax*-Art Teile Vorderasiens und Nordafrikas — bis Palästina und Libyen — erschloß.

Schlußfolgerungen

Die außerordentlich großen Faunenunterschiede beider Vorkommensräume sprechen gegen die Annahme einer Festlandbrücke im Südadriaraum. Sollte dennoch eine solche direkte Verbindung einmal bestanden haben, so kann dies meines Erachtens nur präglazial gewesen sein, denn man darf annehmen, daß spätere Faunenaustausche deutlichere Spuren in Italien hinterlassen hätten. Doch auch eine jungtertiäre Gargano-Brücke ließe eine formenreichere (beispielsweise Wühlmaus-) Fauna in Italien erwarten. Die Unmöglichkeit, eine frühglaziale oder ältere Landverbindung mit biogeographischen Methoden nachzuweisen, ergibt sich aus den diluvialklimatisch bedingten Faunenverschiebungen, die frühere (eventuelle „Brücken-") Faunen überlagert haben müssen. Da die Apenninen Italiens erst im Tertiär aus der Tethys auftauchten, ist es nicht sinnvoll, eine Ost-West-Verbindung weiter als bis ins Jungtertiär zurückdatieren zu wollen. Für die gesamte Zeitspanne seit der Genese der Apenninhalbinsel versagen jedoch die Nachweismittel des Biogeographen in unserer Frage. Ein exakter biogeographischer Nachweis über Bestehen oder Nichtbestehen einer Brücke kann nicht geführt werden. Die Ergebnisse der Untersuchungen und die Ursachen der Einzelbefunde lassen jedoch eher den Schluß zu, daß eine Gargano-Brücke nicht bestanden hat.

## VII. Zusammenfassung

1.

Am Beispiel von Fauna und Flora des Monte-Gargano-Vorgebirges in Apulien (Italien) soll geklärt werden, ob der Biogeograph anhand faunistischer und floristischer Ermittlungen zuverlässige Anhaltspunkte über eine hypothetische Landbrücke, die Palagruža-Brücke, zu liefern vermag. Anders ausgedrückt: ob die rezente Verbreitung der Tiere und Pflanzen in diesem Gebiet sichere Schlüsse auf die früheren Areale bzw. Arealverschiebungen erlauben.

2.

In den Jahren 1961 und 1962 wurden Sammelreisen in das Arbeitsgebiet (Monte Gargano und jugoslawische Gegenküste) unternommen. Es wurden solche Tiergruppen gesammelt, deren Areal aufgrund ihrer geringen Vagilität nur geringen Veränderungen zu unterliegen scheint (Schnecken, Käfer) und die in der Vergangenheit von verschiedenen Autoren in der Südadria-Brückenfrage mehrfach diskutiert worden sind (Eidechsen, Säu-

ger). Außer diesen Tiergruppen werden Blütenpflanzen berücksichtigt, deren Verbreitung im Raume Gargano — Süddalmatien wiederholt in der Frage um eine diluviale oder tertiäre Festlandbrücke über die südliche Adria debattiert wurde.

3.

Es werden diskutiert:

41 Säugerarten, davon 3 (5?) vielleicht transadriatisch *(Talpa romana, Crocidura suaveolens, Eliomys quercinus?, Muscardinus avellanarius, Pitymys savii?)*. 2 amphiadriatische Eidechsenarten, beide scheinbar transadriatisch *(Lacerta sicula, Lacerta muralis)*. 21 Käferarten (Auswahl aus 138 von Gridelli, 1950, untersuchten amphiadriatischen Arten), davon vielleicht 2 Transadriaten *(Phaneropella lesinae, Orestia alpina)*. 8 amphiadriatische Landschneckenarten (von insgesamt 272 dalmatinischen Arten), davon vielleicht 2 Transadriaten *(Medora almissana, Delima laevissima)*. 45 amphiadriatische Pflanzenarten (Auswahl aus über 400 amphiadriatischen Arten früherer Autoren), davon vielleicht 1 Transadriat.

Transadriaten nenne ich solche Arten, deren rezentes Areal und deren Biologie die Benutzung einer Festlandbrücke zwischen Monte Gargano und Süddalmatien (unter Einbeziehen der südadriatischen Inselschwelle) während des Quartärs oder Tertiärs wahrscheinlich machen. Amphiadriatisch sind grundsätzlich alle Arten, die östlich und westlich der Adria vorkommen, auch dann, wenn sie im Adrianordbogen (heute) Verbreitungslücken aufweisen. Als Zirkumadriaten gelten solche Formen, die sich um den Adrianordbogen ausbreiteten und Apenninwie Balkanhalbinsel besiedeln.

4.

Einleitend wird eine Charakteristik der Gargano-Landschaft gegeben. Die geologische Entwicklung des Südadriaraumes wird anhand der wichtigsten Literatur von 1876 an besprochen und durch Kartenmaterial zur Paläogeographie erläutert. Dabei ergibt sich: Während die Klassiker der Landbrücken-Hypothese (Stache, Neumayr) im Südadriaraum eine solche Landverbindung für erwiesen hielten, haben sich heute zwei Gruppen im Lager der Geologen gebildet: die einen halten ein Auftauchen der Inselschwelle aus glazialeustatischen Erwägungen für wahrscheinlich, die anderen setzen die glazialeustatischen Absenkungsbeträge wesentlich geringer an und halten daher ein Auftauchen der unterseeischen (ca. 180 m tief liegenden) Schwelle für unwahrscheinlich. Im Lager der Biogeographen sind die Meinungen ebenfalls geteilt.

5.

Von 41 selbst gesammelten bzw. beobachteten Säugerarten widersprechen 7 (8?) Arten in ihrer Verbreitung der Landbrückenhypothese, während 3 (4?) dafür zu sprechen scheinen. Die restlichen 29 geben keinen Hinweis,

da allgemein verbreitet oder zweifelhaft. Eine Art kann mangels Materials nicht diskutiert werden. Die Analyse hat also 3 „positive", 7 „negative" und 29 „neutrale" Arten ergeben. Es werden die Gründe dargelegt, die für eine diluvialklimatisch bedingte Ausbreitung in die heute scheinbar transadriatischen Siedlungsräume von *Talpa romana, Crocidura suaveolens, Eliomys quercinus* und *Muscardinus avellanarius* sprechen.

6.

Von 3 in Süditalien lebenden amphiadriatischen Eidechsenarten scheinen 2 ein transadriatisches Areal zu besiedeln *(Lacerta sicula, Lacerta muralis)*. Mit Hilfe einer Testkombination (Punktwertung) wird wahrscheinlich gemacht: *Lacerta sicula* gewann ihr transadriatisches Verbreitungsbild durch anthropogene Verschleppung; ferner zeigt sich: *Lacerta muralis* gewann das ihrige durch Aufsuchen zweier getrennter Glazialrefugien und anschließende postglaziale, klimabedingte Isolation auf süditalienischen Gebirgen.

7.

Von 138 amphiadriatischen Käferarten werden 21 mit anscheinend transadriatischer Verbreitung besprochen. Durch Testkombination (Punktwertung) wird festgestellt: bei 19 Arten können Verschleppungen nicht ausgeschlossen werden; 2 weitere können eine Brücke für ihren Ost-West-Vorstoß benutzt haben, doch ist Verschleppung während einer atlantisch-gemäßigten Klimaphase (Glazialzeit) durchaus möglich gewesen.

8.

Von 272 nordbalkanischen schalentragenden Landschnecken sind 8 amphiadriatisch. Die Testkombination ergibt: 2 Arten müssen als in jüngerer Zeit eingeschleppt gelten (anthropogen; in einem Falle vielleicht verdriftet). Das rezente Areal von 3 weiteren Arten kann als diluvialklimatisch bedingt aufgefaßt werden. Eine Art *(Delima gibbula)* muß als „Transadriat" gelten, der sich allerdings durch west-östliche Verschleppungen einige Süd-adria-Inseln erschloß. Schließlich bleiben *Delima laevissima* sowie *Medora almissana* als vielleicht echte Transadriaten übrig; sie können den Monte Gargano zu Ende der Würmeiszeit von Osten her erreicht haben. Hierfür ist jedoch eine Festlandbrücke nicht unbedingt nötig, da Verschleppungen und Verdriftungen nicht auszuschließen sind.

9.

Von über 400 amphiadriatischen Blütenpflanzenarten, die in der älteren Literatur besprochen werden, erscheint eine Auswahl von 45, deren rezentes Verbreitungsbild dem transadriatischen meiner Definition (s. Seite 166) entspricht. Die Testkombination ergibt: Das heute transadriatische Areal kann von 31 Arten durch diluvialklimatisch bedingte Faunenverschiebung

erreicht worden sein. Bei 9 Arten ist mit einer ± aktiven Arealausweitung, unterstützt durch Winddrift, zu rechnen, auf die das rezente Verbreitungsbild zurückgeführt werden muß. Endlich besitzen 28 Arten spezifische morphologische Eigentümlichkeiten, die eine Verschleppung im rezenten Klima nicht völlig ausschließen lassen. Nur 1 Art *(Hypericum cristatum)* scheint die Brückenhypothese zu stützen.

10.

Bei den transadriatischen Faunen- und Florenelementen können zwei Gruppen unterschieden werden:

1. gebirgsbewohnende Formen der atlantisch-gemäßigten Laubwälder,
2. mediterrane Formen.

Es schien zunächst günstig, vor allem die Bergwälder des Monte Gargano (Fagetum etc.) auf transadriatische Elemente hin zu untersuchen, da sich hier Passanten einer diluvialen, kaltzeitlichen Landbrücke am ehesten erhalten haben konnten. Die weitere Untersuchung zeigte jedoch, daß gerade solche Montanformen fast ausnahmslos in höheren Gebirgslagen Süd- und Mittelitaliens ebenfalls leben, was auf Relikte der Würmeiszeit oder postglazialer, kühlerer Klimaepochen (mit ihren auch in den niederen Lagen verbreiteten atlantisch-gemäßigten Pflanzengesellschaften) hindeutet. — Bereits Holdhaus (1911) betont die Seltenheit transadriatischer Käfer gerade unter den waldbewohnenden Arten. Das gehäufte Auftreten von Tier- und Pflanzenarten mit transadriatischer Verbreitung unter den tiefland- und strandbewohnenden Formen macht die Begründung dieser Tatsache durch erfolgte Verschleppungen wahrscheinlich. Hierauf verweist auch das Ergebnis der Testkombination. Holdhaus erklärt eben diese Tatsache durch eine Landbrücke, die kahles, ödes Karstland aufgewiesen habe.

11.

Die heutige Tier- und Pflanzenverbreitung im Raume Monte Gargano — Dalmatien erlitt infolge wiederholter, tiefgreifender Klimawechsel (alternierender Glazial- und Interglazialzeiten) während des Quartärs mehrfach entscheidende Arealveränderungen. Das durch die Küstenlinien (und eventuelle Brücken) geprägte Areal der fraglichen Arten ist daher mehrfach überlagert und damit verwischt oder gar ausgelöscht worden. — Strenge Auswahl und Bewertung der transadriatischen Faunen- und Florenelemente ergibt: Verschleppung (anthropogen, zoochor) oder Verdriftung (hydrochor, anemochor und anemohydrochor) sind in den weitaus meisten Fällen nicht auszuschließen. Wo derartige Einwände nicht erhoben werden *(Talpa romana, Crocidura suaveolens, Muscardinus avellanarius; Lacerta muralis; Phaneropella lesinae, Orestia alpina; Delima laevissima; Hypericum cristatum),* liegt die Deutung der rezenten Verbreitung durch diluvialklimatische Einflüsse nahe.

12.

Allgemein können biogeographische Methoden Hinweise auf frühere Landzusammenhänge geben, wenn

a) das Gebiet nicht entscheidend vom Menschen, seiner Kultur und Wirtschaft (Handel) beeinflußt wurde;

b) Verschleppungen und Verdriftungen durch Experimente oder wenigstens Testkombinationen (Berücksichtigen der Biologie der entsprechenden Art) ausgeschlossen werden können;

c) Systematik und Verbreitung der fraglichen Tier- und Pflanzengruppen gut bekannt sind;

d) das Untersuchungsgebiet keinen anderen entscheidenden geologischen Veränderungen nach dem tektonisch oder eustatisch bedingten Verschwinden der fraglichen festländischen Verbindung unterworfen war.

13.

Die auffallenden Unterschiede der Faunen Italiens und des Balkans hinsichtlich Artenanzahl und Artenzusammensetzung sprechen gegen die Annahme einer jungdiluvialen oder postglazialen Festlandbrücke im Südadriaraum: Faunenwanderungen über eine solche relativ junge Brücke müßten eindeutige Spuren in Italien hinterlassen haben. Frühglaziale oder ältere Landverbindungen sind mit biogeographischen Methoden nicht nachweisbar, da diluvialklimatisch bedingte Faunenverschiebungen in N-S-Richtung ältere (eventuelle „Brücken-") Faunen mehrfach überlagert haben müssen: „Brücken-Faunen" können daher in der rezenten Verbreitung von Tieren und Pflanzen des Adria-Raumes nicht als solche erkannt werden. Für die gesamte Zeitspanne seit der Genese der Apenninhalbinsel versagen die biogeographischen Nachweismittel in unserer Frage. Ein wissenschaftlich exakter Nachweis über Bestehen oder Nichtbestehen einer Brücke kann nicht geführt werden. — Die Ergebnisse der Einzelbefunde lassen jedoch eher den Schluß zu, daß eine Gargano-Brücke nicht bestanden hat.

## VIII. Schrifttum

Auswahl; ausführliche Literaturzitate bei Witte 1962—64, ferner bei Forcart 1965, Gridelli 1950, Lindroth 1957, Radovanović 1956, Reinig 1965, Sacchi 1954—55, Stein 1963, Toschi und Lanza 1959, Trotter 1912, Woldstedt 1954 und 1958.)

Babić, K., und E. Rößler (1912): Beobachtungen über die Fauna von Pelagosa. — Verhandl. k. k. zool.-botan. Ges. Wien LXII, p. 220—233.

Baulig, H. (1930): Le Littoral Dalmate. — Ann. Géographie, p. 305—310. — Paris.

Beck v. Managetta, G. (1901): Vegetationsverhältnisse der illyrischen Länder. Engler u. Drude, Vegetation der Erde IV. — Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Beguinot, A. (1909): Ricordo di una Escursione Botanica nel Versante orientale del Gargano. — Nuovo Giorno Botanico Ital. N. S. XVI, p. 97—123. — Firenze.

— (1910): La vegetazione delle isole Tremiti e dell' isola di Pelagosa. Studio fitogeografico. — Mem. Matematica Fisica Soc. Ital. Sc., III. Ser., XVI, p. 155—220. — Roma.

— (1917): L'ipotesi dell „Adria" nei rapporti con la corologia delle piante e degli animali. — La Geografia V, p. 188—207. — Novara.

Bertsch, K. (1951): Geschichte des Deutschen Waldes, 3. Aufl., p. 1—118. — Fischer, Jena.

Blanc, A. C. (1937): Low Levels of the Mediterranean Sea during the pleistocene Glaciation. — Quart. Journ. Geol. Soc. London, XCIII, 4, p. 621—651.

— (1938): Sulla penetrazione e diffusione in Europa ed in Italia del Paleolitico superiore in funzione della paleoclimatologia e paleogeografia glaciali. — Quartär I, p. 1—26. — Berlin.

— (1942): Variazioni climatiche ed oscillazioni della linea di riva nel Mediterraneo centrale durante l'Era glaciale. — Geologie der Meere und Binnengewässer 5, p. 137—219.

— (1955): Ricerche sul Quaternario Laziale III. — Quaternaria 2.

Blanc, G. A. (1921): Grotta Romanelli, I. Stratigrafia dei depositi e natura e origine di essi. — Archivio per l'Antropologia e la Etnologia 50, p. 65—103. — Firenze.

— (1928a): Grotta Romanelli, II. Dati ecologici e paletnologici. — Archivio per l'Antropologia e la Etnologia 58, p. 365—525.

— (1928b): Sulla presenza di *Alca impennis* Linn. nella Formazione pleistocenica superiore di Grotta Romanelli in Terra d'Otranto. — Ebenda, p. 155—200.

Boule, M. (1906): Les Grottes de Grimaldi, I. — Géologie et Paléontologie. — Monaco.

Boulenger, G. A. (1905): A Contribution to our Knowledge of the Varieties of the Wall-Lizard *(Lacerta muralis)* in Western Europe and North Africa. — Transact. Zool. Soc. London 17, p. 351—437.

— (1915): Second Contribution to our Knowledge of the Varieties of the Wall-Lizard *(Lacerta muralis)*. — Transact. Zool. Soc. London 20, p. 135—231.

— (1920): Monograph of the Lacertidae I. — London.

Brunner, G. (1957): Die Breitenberghöhle bei Gößweinstein/Ofr. — Neues Jb. Geol. Paläontol., H. 7—9, p. 325—378; 585—603.

Bucca, L. (1881): Appunti geologici sui monti del Gargano in provincia di Capitanata. — Boll. R. Com. Geol. d'Italia XII, p. 556—563.

Büdel, J. (1949): Die räumliche und zeitliche Gliederung des Eiszeitklimas. — Naturwiss. 36, p. 105—112, 133—139. — Berlin—Göttingen—Heidelberg.

Burton, R. F. (1879): A Visit to Lissa and Pelagosa. — Royal Geograph. Soc. 49, p. 151—190.

Camerano, L. (1886): Monographia dei Sauri Italiani. — Mem. R. Acc. Sc. Torino, Ser. 2, 37, p. 491—591.

Canavari, M. (1883—1885): Osservazione intorno all'esistenza di una terra ferma nell'attuale bacino dell'Adriatico. — Atti Soc. Tosc. Sc. Nat.; Proc. Verb. IV, p. 151.

Cecconi, G. (1908): Contributo alla fauna delle Isole Tremiti. — Boll. Musei Zool. ed Anatomia R. Universita di Torino XXIII, p. 1—53.

Cortese, E., und M. Canavari (1884): Nuovi appunti geologici sul Gargàno. — Boll. R. Com. Geol. d'Ital. 15, p. 225—240, 289—304.

Dammerman, K. W. (1948): The Fauna of Krakatau 1883—1933. — Verhandelingen Koningkl. Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Afd. Natuurkunde, II. Sect. XLIV, p. 1—594.

Degner, E. (1927): Zur Molluskenfauna Unteritaliens. — Mitt. Zool. Staatsinst. u. Zool. Mus. Hamburg 43, p. 39—124.

De Lattin, G. (1956): Die Ausbreitungszentren der holarktischen Landtierwelt. — Verh. D. Zool. Ges. Hamburg 1956, p. 380—410. — Leipzig.

De-Stefani, C. (1906): Géotectonique des deux versants de l'Adriatique. — Ann. Soc. Géol. Belgique XXXIII. — Liège.

Di Carlo, E. A. (1963): Alcune osservazioni ornitologiche nel Gargano (1963). — Riv. it. di Ornit., Sec. Ser., XXXIII, p. 52—54. — Milano.

— (1964): Viaggi a scopo ornitologico nelle Puglie. P. Iª. — Ebenda XXXIV, p. 225—267.

Dulić, B. (1961): New Data concerning Mammals of Istria. — Bull. Sci. 6, p. 12.
— (1962): Contribution a l'étude des petits Mammifères dans le Karst d'Istrie. — Krš Jugoslavije 3, p. 71—88.
Dulić, B., und H. Felten (1962): Säugetiere (Mammalia) aus Dalmatien. — Senck. biol. 43, p. 417—423.
Dulić, B., und M. Tortić (1960): Verzeichnis der Säugetiere Jugoslawiens. — Säugetierkundl. Mitt. 8, H. 1/2, p. 1—12.
Eisentraut, M. (1949): Die Eidechsen der spanischen Mittelmeerinseln und ihre Rassenaufspaltung im Lichte der Evolution. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 26, p. 1—228.
Fiori, A. (1916): Flora nemorale e Boschi del Gargano. — Ann. R. Istituto Superiore Forestale Nazionale I, 1914—1915, p. 135—157. — Firenze.
Flohn, H. (1935): Eine neue Theorie der quartären Klimaschwankungen. — Geogr. Wochenschr. 3, p. 523—528.
— (1948): Zur Kenntnis des jährlichen Ablaufs der Witterung im Mittelmeergebiet. — Geofisica Pura e Applicata — Milano, Vol. XIII, Fasc. 5—6, p. 1—23.
— (1953): Studien über die atmosphärische Zirkulation in der letzten Eiszeit. — Erdkunde 7, p. 266—275.
— (1963): Zur meteorologischen Interpretation der pleistozänen Klimaschwankungen. — Eiszeitalter und Gegenwart 14, p. 153—160.
Forcart, L. (1960): Mollusken aus den Abruzzen mit taxonomischen Revisionen und anatomischen Beschreibungen. — Verh. Naturf. Ges. Basel 71, Nr. 1, p. 125—139.
— (1965): Rezente Land- und Süßwassermollusken der süditalienischen Landschaften Apulien, Basilicata und Calabrien. — Verhandl. Naturf. Ges. Basel 78, Nr. 1, p. 59—184.
Foullon, H., Baron v. (1883): Der Augitdiorit des Scoglio Pomo in Dalmatien. — Verhandl. k. k. geol. Reichsanstalt 17 u. 18, p. 283—286.
Fox, C. J. S. (1957): Note on Occurence in Cape Breton Island of *Tipula paludosa* Mg. (Diptera: Tipulidae). — The Canadian Entomologist, p. 288.
Frisch, K. (1922): Exkursionsflora für Österreich und die ehemals österreichischen Nachbargebiete. — Wien und Leipzig.
Galvagni, E. (1902): Beiträge zur Kenntnis der Fauna einiger dalmatinischer Inseln. — Verhandl. zool.-botan. Ges. Wien LII, p. 362—388.
Gams, H. (1935): Zur Geschichte, klimatischen Begrenzung und Gliederung der immergrünen Mittelmeerstufe. — Veröffentl. des Geobotanischen Institutes Rübel in Zürich 12, p. 163—204. — Bern.
Gignoux, M. (1954): Pliocène et Quaternaire de la Méditerranée occidentale. — Congr. géol. intern. CR. XIX. Sess. Alger, Fasc. XV.
Ginzberger, A. (1911): Fünf Tage auf Österreichs fernsten Eilanden. — Adria III, p. 161—170, 201—210, 241—250, 282—292. — Triest.
— (1916): Beiträge zur Naturgeschichte der Scoglien und kleineren Inseln Süddalmatiens. — Denkschriften k. Ak. Wiss., math.-naturwiss. Kl. 92, p. 261—403. — Wien.
Greenway, J. jr. (1958): Extinct and Vanishing Birds of the World. — P. 271 bis 291. — New York.
Gridelli, E. (1950): Il problema delle specie a diffusione transadriatica, con particolare riguardo ai Coleotteri. — Mem. Biogeografia Adriatica I, p. 1—299. — Venezia.
Grund, A. (1907): Die Entstehung und Geschichte des Adriatischen Meeres. — Geogr. Jahresber. aus Österreich VI, p. 1—14.
Habermann, H. (1960): XI. Internationaler Kongreß für Entomologie, Wien. — Verhandl. I, Sektion I—VI, p. 469—476.
Hagen, B. (1954): Zur Kleinsäugerfauna Siziliens. — Bonn. Zool. Beitr. 5, p. 1—15.
— (1958): Die Rötelmaus und die Gelbhalsmaus vom Monte Gargano, Apulien. — Z. Säugetierkunde 23, p. 50—65.
Hegi, G. (ca. 1935): Illustrierte Flora von Mitteleuropa VI. — München.
Herold, W. (1958): Die Variabilität der Zahnwurzeln bei Schläfern (Muscardinidae). — Zool. Beitr. N. F. 4, p. 77—82.
Herre, W. (1949): Tierwelt und Eiszeit. — Biologia Generalis 19. — Wien.

Holdhaus, K. (1911): Über die Coleopteren- und Molluskenfauna des Monte Gargano (unter besonderer Berücksichtigung der Adriatisfrage). — Denkschr. k. Ak. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. 87.

— (1929): Die geographische Verbreitung der Insekten. — Handbuch der Entomologie II, p. 592—1057. — Verlag G. Fischer, Jena.

— (1954): Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. — Abh. Zool.-Botan. Ges. Wien XVIII. — Innsbruck.

Jaeckel, S. G., W. Klemm und W. Meise (1957): Die Land- und Süßwasser-Mollusken der nördlichen Balkanhalbinsel. — Abh. Ber. Staatl. Mus. Tierkunde Dresden 23, H. 2.

Jordans, A. v. (1933): Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der Vogelfauna der Balearen und Pityusen. — Anz. Orn. Ges. Bayern II, H. 6, p. 223—250.

Kahmann, H. (1958): Der Gartenschläfer auf der Insel Lipari (Provinz Messina), *Eliomys quercinus liparensis* n. subsp., und die Gartenschläfer-Unterarten im Westteil des Mittelmeerraumes. — Zool. Anz. 164, H. 5—6. — Leipzig.

Klemmer, K., und H. E. Krampitz (1954): Zur Kenntnis der Säugetierfauna Siziliens. — Senck. biol. 35, Nr. 3/4, p. 121—135.

Kobelt, W. (1879): Exkursionen in Süditalien. — Jb. D. Malakozool. Ges. 6, p. 137—147.

— (1898): Studien zur Zoogeographie II. Die Fauna der meridionalen Sub-Region. P. 274—275. — Verlag C. W. Kreidel, Wiesbaden.

Kramer, G., und R. Mertens (1938): Zur Verbreitung und Systematik der festländischen Mauer-Eidechsen Istriens. — Senck. biol. 20, p. 48—66.

Lehmann, E. v. (1959): Eine Kleinsäugerausbeute aus Montenegro. — Bonn. Zool. Beitr. 10, p. 1—20.

— (1964): Eine Kleinsäugerausbeute vom Aspromonte (Kalabrien). — Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin (N. F.) 4, H. 1, p. 31—47.

Lindroth, C. (1957): The Faunal Connections between Europe and North America. — Stockholm.

Lonsing, A. (1964): Orchidee als Unkraut. — Kosmos 60, H. 4, p. *163. — Stuttgart.

Malec, F., und G. Storch (1963): Kleinsäuger (Mammalia) aus Makedonien, Jugoslavien. — Senck. biol. 44, 3, p. 155—173.

Markgraf, F. (1927): An den Grenzen des Mittelmeergebiets. Pflanzengeographie von Mittelalbanien. — Friedrich Fedde — Repertorium specierum novarum regni vegetabilis, Beihefte XLV. — Dahlem.

Mayr, E. (1963): Animal Species and Evolution. — Cambridge, Mass.

Mazelle, E. (1915): Flaschenposten in der Adria zur Bestimmung der Oberflächenströmungen. — Denkschr. k. Ak. Wiss., Math.-Naturwiss. Kl. 91, p. 335 bis 378. — Wien.

Mertens, R. (1915): Studien zur Systematik der Lacertiden, I. Untersuchungen über die Variabilität der italienischen Mauereidechsen (*Lacerta muralis* Laur. und *Lacerta serpa* Raf.). (Diss.) Leipzig.

— (1926): Zoologische Ergebnisse einer Reise nach den Pelagischen Inseln und Sizilien. — Senck. biol. VIII, 5/6, p. 225—271.

— (1930): Das Vorkommen von *Lacerta muralis breviceps* Boulenger in Süditalien. — Zool. Anz. 92, p. 29—31.

— (1955): Unterlagen zu einer „Herpetologia tyrrhenica" II. Die Mauereidechsen Kalabriens, Siziliens und einiger benachbarter Inseln. — Senck. biol. 36, 3/4, p. 219—234.

Mertens, R., und H. Wermuth (1960): Die Amphibien und Reptilien Europas. — Frankfurt.

Michel, H. (1916): Die Gesteine der Scoglien Mellisello (Brusnik) und Pomo, sowie das südlich von Comisa auf Lissa auftretende Eruptivgestein. — Denkschrift k. Ak. Wiss., math.-naturwiss. Kl. 92, p. 281—288. — Wien.

Mikšić, R. (1953): Fauna insectorum Balcanica — Scarabaeidae 15. Beitrag zur Kenntnis der Scarabaeiden. — Preštampano iz Godišnjaka Biološkog Instituta u Sarajevu VI, H. 1/2, p. 49—281.

— (1956): Zweiter Nachtrag zur „Fauna insectorum Balcanica — Scarabaeidae". — Acta Mus. Macedonici Scient. Nat. IV, p. 139—214. — Skopje.

— (1958): Scarabaeidae Jugoslavije. — Grada knjiga VI, Odjeljenje privredno — Tehničkih Nauka II, p. 1—150. — Sarajevo.

— (1959): Dritter Nachtrag zur „Fauna Insectorum Balcanica — Scarabaeidae". — Preštampano iz Godišnjaka Biološkog Instituta u Sarajevu XII, H. 1/2, p. 47—136. — Sarajevo.

Miller, G. S. (1901): Five new Shrews from Europe. — Proc. Biol. Soc. Washington XIV, p. 41—45.

Müller, J. (1903): Bericht über die Koleopterenausbeute des Herrn E. Galvagni auf den dalmatinischen Inseln Pelagosa, Lissa und Lagosta. — Verh. k. k. zool.-botan. Ges. Wien LIII, H. 1, p. 10—17.

— (1912): Über zwei neue Dunkelkäfer (Tenebrionidae) von der Insel Pelagosa. — Entom. Blätter 8, p. 289—291. — Berlin.

Müller, J. (1916): Coleoptera. (Unter Berücksichtigung der Fauna von Lissa, Curzola und Pelagosa.) — Denkschr. k. Ak. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl. 92, p. 351—392. — Wien.

— (1938): Note su alcuni Coleotteri Lamellicorni (Scarabaeidae, Lucanidae). — Boll. Soc. Entomologica Italiana LXX, N. 3, p. 50—60. — Genova.

Neumayr, M. (1880): Über den geologischen Bau der Insel Kos und über die Gliederung der jungtertiären Binnenablagerungen des Archipels. — Denkschr. k. Ak. Wiss., Mathem.-naturwiss. Cl. 40, p. 213—320. — Wien.

— (1882): Die diluvialen Säugethiere der Insel Lesina. — Verh. k. k. Geolog. Reichsanstalt, p. 161. — Wien.

Niethammer, G. (1934): Contributi alla conoscenza dell'avifauna del Monte Gargano. — Rassegna Faunistica I, N. 3/4, XII—XIII, p. 51—68. — Roma.

Niethammer, G. und J. (1963): Die Einbürgerung von Säugetieren und Vögeln in Europa. — Paul Parey, Hamburg und Berlin.

— (1964): Der Zwergmaulwurf *(Talpa mizura)*, ein neues Relikt aus Spanien. — Naturwiss. 51, H. 6, p. 1—3.

Niethammer, J. (1959): Die nordafrikanischen Unterarten des Gartenschläfers *(Eliomys quercinus)*. — Säugetierkunde 24, p. 35—45. — Berlin.

— (1962): Die Säugetiere von Korfu. — Bonn. Zool. Beitr. 13, p. 1—49.

Nopcsa, F. v. (1932): Zur Geschichte der Adria. — Z. Deutschen Geol. Ges. 84, 5, p. 281—316.

Novak, P. (1952): Kornjaši Jadranskog Primorja (Coleoptera). — Jugoslavenska Ak. Znanosti i Umjetnosti, p. 1—521.

Paget, O. E. (1962): Beschreibung einer Molluskenausbeute aus Apulien (Süditalien). (Mit einer systematischen Zusammenstellung der bisher bekannten süditalienischen Gastropoden). — Mem. Biogeograf. Adriatica IV, p. 172—201.— Padova.

Palmén, E. (1944): Die anemohydrochore Ausbreitung der Insekten als zoogeographischer Faktor. — Mit besonderer Berücksichtigung der baltischen Einwanderungsrichtung als Ankunftsweg der fennoskandischen Käferfauna. — Ann. Zool. Soc. Zool. Bot. Fenn. Vanamo 10, p. 1—262. — Helsinki.

Papp, A. (1959): Stratigraphische Geologie, Bd. III, Tertiär, 1. Teil. — Stuttgart.

Pasa, A. (1951): Alcuni caratteri della mammalofauna Pugliese. — Mem. Biogeograf. Adriatica II, p. 1—24.

Pfannenstiel, M. (1944a): Die diluvialen Entwicklungsstadien und die Urgeschichte von Dardanellen, Marmarameer und Bosporus. — Geol. Rundschau 34, p. 342—434. — Stuttgart.

— (1944b): Klimatisch bedingte Spiegelschwankungen des Mittelmeeres im Quartär und die paläolithischen Kulturen. — Mitt. Geol. Ges. Wien 36—38 (1949).

— (1949): Quartäre Spiegelschwankungen des Mittelmeeres und des Schwarzen Meeres. — Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich XCVI (1951).

Philippson, A. (1937): Apulien. — P. 34—87. — Leiden.

Rabenhorst, L. (1850): Vorläufiger botanischer Bericht über meine Reise durch die östlichen und südlichen Provinzen Italiens. — Flora oder allgemeine botanische Zeitung VIII, p. 338—349, 355—363, 372—383. — Regensburg.

Radovanović, M. (1953): Über die zoogeographischen Verhältnisse bei den Eidechsen der adriatischen Inseln. — Verh. D. Zool. Ges. 1952. — Leipzig.

— (1955): Die Variabilität der morphologischen Merkmale bei den Eidechsen der adriatischen Inseln. — Verh. D. Zool. Ges. 1954. — Leipzig.

— (1956): Rassenbildung bei den Eidechsen auf adriatischen Inseln. — Österr. Ak. Wiss. Mathem.-naturwiss. Kl., Denkschriften 110, 2. Abhlg., p. 1—82. — Wien.

— (1961): Résultats des Recherches faites dans les Îles Adriatiques sous le jour de l'Évolutionnisme. — Bull. XXVI de l'Académie serbe des Sciences et des Arts, Cl. Sc. math. nat., No. 8, p. 59—90.

Reinig, W. F. (1965): Die Verbreitungsgeschichte zweier für die Apenninen neuer boreoalpiner Hummelarten mit einem Versuch der Gliederung boreoalpiner Verbreitungsformen. — Zool. Jb. Syst. Bd. 92, p. 103—142.

Rensch, B. (1934): Die Landschneckenfauna der Gargano-Halbinsel und ihre tiergeographische Bedeutung. — Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde 1934, p. 165—180.

Rikli, M. (1943): Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer I—III. — Bern.

Sacchi, C. F. (1954): Note di malacologia terrestre pugliese. — Boll. Zool. XXI, p. 51—76. — Torino.

— (1955 a): Ricerche sulla Fauna delle Tremiti e di Pianosa promosse dall'Istituto Zoologico dell' Università di Bari. I. — Cenni sugli Ambienti. — Boll. Zool. XXII, p. 51—78.

— (1955 b): II. Sul significato zoogeografico della malacofauna di Tremiti e Pianosa. (Contributo alla conoscenza dei popolamenti delle piccole isole mediterranee — IV). — Ebenda, p. 93—111.

Seidlitz, W. v. (1927): Tyrrhenis und Adriatis. — Sitzungsber. Medizin.-naturwissschaftl. Ges. Jena.

— (1931): Diskordanz und Orogenese der Gebirge am Mittelmeer. — P. 1—651. — Berlin.

Squinabol, S. (1907—1908): Riassunto di uno studio geo-fisico sulle isole Tremiti. — Atti della R. Acc. Scienze Torino XLIII, p. 1008—1013. — Torino.

Stache, G. (1876): Geologische Notizen über die Insel Pelagosa. — Verh. k. k. Geol. Reichsanstalt Wien 6, p. 123—127.

— (1888): Die physikalischen Umbildungsepochen des istro-dalmatinischen Küstenlandes. — Ebenda, 2, p. 49—53.

Stein, G. H. W. (1950): Größenvariabilität und Rassenbildung bei *Talpa europaea* L. — Zool. Jb. (Syst.) 79, p. 321—349.

— (1962): Vertikalrassen europäischer Säugetiere. — Symposium Theriologicum. — Proceedings of the International Symposium on Methods of Mammalogical Investigation, Brno, Czechoslovakia, 26. Aug. bis 5. Sept. 1960.

— (1963): Unterartengliederung und nacheiszeitliche Ausbreitung des Maulwurfs, *Talpa europaea* L. — Mitt. Zool. Mus. Berlin 39, H. 2, p. 379—401.

Sturany, R., und A. J. Wagner (1915): Über schalentragende Landmollusken aus Albanien und Nachbargebieten. — Denkschr. k. Ak. Wiss., Math.-naturwissschaftl. Kl. 91, p. 19—138. — Wien.

Sturany, R. (1916): Mollusca. — Denkschr. k. Ak. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. 92, p. 397—404. — Wien.

Suess, E. (1883—1901): Das Antlitz der Erde Bd. I, II und III. — Prag und Leipzig.

Tellini, A. (1890): Osservazioni geologiche sulle Isole Tremiti e sull'Isola Pianosa nell' Adriatico. — Boll. R. Comitato Geol. d'Italia XXI, p. 442—513. — Roma.

Thenius, E. (1959): Stratigraphische Geologie, Bd. III, Tertiär, 2. Teil. — Stuttgart.

Thienemann, A. (1950): Die Binnengewässer. Bd. XVIII. Verbreitungsgeschichte der Süßwassertierwelt Europas. — F. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart.

Toepfer, V. (1963): Tierwelt des Eiszeitalters. — Akadem. Verlagsges. Geest & Portig K.-G., Leipzig.

Tongiorgi, E. (1936): Vegetation und Klima der letzten Eiszeit und des Postglazials in Italien. — Verh. III. Internat. Quartär-Konf. Wien, II, p. 280—282.

Toschi, A., und B. Lanza (1959): Fauna d'Italia: Mammalia. Generalita — Insectivora — Chiroptera. — Bologna.

Trettau, W. (1964): Zur Vogelwelt der Insel Elba. — J. Orn. 105, p. 475—482.

Trotter, A. (1912): Gli Elementi Balcanico-Orientali della Flora Italiana e l'ipotesi dell' „Adriatide". — Atti R. Istituto Incoraggiamento Napoli, 6. ser., 65, p. 155—271.

— (1917): Ancora sull' ipotesi dell' „Adria" nei rapporti con la corologia delle piante e degli animali. — La Geografia V, p. 207—210. — Novara.

Vaufrey, R. (1929): Les Eléphants nains des Îles méditerranéennes et la Question des Isthmes pléistocènes. — Archives de l'Institut de Paléontologie Humaine, p. 1—216. — Paris.

Viola, C. (1894): Le roccie eruttive della Punta delle Pietre nere in provincia di Foggia. — Boll. del R. com. geol. d'Italia XXV, p. 391.

Wagner, A. J. (1924): Systematisches Verzeichnis der mir heute bekannten Arten und Formen der Clausiliiden III. — Ann. Zool. Mus. Polon. Hist. Nat. III, p. 99—126. — Warszawa.

— (1925): Studien über die Systematik, Stammesgeschichte und geographische Verbreitung des Genus *Delima* (Hartmann) A. J. Wagner. — Ebenda, p. 1—73.

Wettstein, O. (1928): Beiträge zur Wirbeltierfauna der kroatischen Gebirge. — Ann. Naturhist. Mus. Wien XLII, p. 1—45.

— (1931): Neue oder wenig bekannte Eidechsen. — Zool. Anz. 95, H. 11/12, p. 280—291. — Leipzig.

— (1949): Die Palaeogeographie der Adria, erschlossen aus der heutigen Eidechsenverbreitung. — Sitzungsber. der mathem.-naturwiss. Klasse vom 23. Juni 1949. — Anz. mathem.-naturwiss. Kl. Österr. Ak. Wiss. 10, p. 201—207.

— (1953): Herpetologia aegaea. — Sitzungsber. Österr. Ak. Wiss., Mathem.-naturwiss. Kl., Abt. I, 162, 9/10. — Springer-Verlag, Wien.

Witte, G. (1962 a): Zur Systematik und Verbreitung des Siebenschläfers *Glis glis* L. in Italien. — Bonn. Zool. Beitr. 13, p. 115—127.

— (1962 b): Zur Systematik der Haselmaus *Muscardinus avellanarius* L. — Ebenda, p. 311—320.

— (1963): Eine Trombe im Gebiet der Tremiti-Inseln. — Kosmos 59, 4, p. 184.

— (1964 a): Zur Systematik der Insektenfresser des Monte-Gargano-Gebietes (Italien). — Bonn. Zool. Beitr. 15, p. 1—35.

— (1964 b): Introgression bei *Apodemus flavicollis* und *A. sylvaticus*. Biometrische Untersuchungen an *Apodemus*-Populationen des Monte Gargano (Süditalien). — Ebenda, p. 159—177.

— (1964 c): Neue biogeographische Untersuchungen zur Verbreitung transadriatischer Faunen- und Floren-Elemente, unveröff. (Diss. Univ. Bonn).

Woldstedt, P. (1954, 1958): Das Eiszeitalter. Grundlinien einer Geologie des Quartärs, Bd. I und II. — Stuttgart.

Wright, W. B. (1937): The Quaternary Ice Age. — Macmillan and Co., London.

Zeuner, F. E. (1950): Dating the Past. An Introduction to Geochronology. — London.

Anschrift des Verfassers: Dr. Günter R. Witte, 5047 Wesseling, Bez. Köln, Weißdornweg 9.